



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA  
ECOLOGÍA

**ECTOPARASITISMO EN PEQUEÑOS MAMÍFEROS NO VOLADORES A LO  
LARGO DE GRADIENTES DE PERTURBACIÓN ANTRÓPICA DEL HÁBITAT Y  
EL PAISAJE EN LA REGIÓN DE CALAKMUL, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**DANIELA RODRÍGUEZ ÁVILA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LUIS DANIEL AVILA CABADILLA**  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MÉRIDA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM  
**DR. GERARDO SUZÁN AZPIRI**  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA, UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO, 2023**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA  
ECOLOGÍA

**ECTOPARASITISMO EN PEQUEÑOS MAMÍFEROS NO VOLADORES A LO  
LARGO DE GRADIENTES DE PERTURBACIÓN ANTRÓPICA DEL HÁBITAT Y  
EL PAISAJE EN LA REGIÓN DE CALAKMUL, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**DANIELA RODRÍGUEZ ÁVILA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LUIS DANIEL AVILA CABADILLA**  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MÉRIDA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM  
**DR. GERARDO SUZÁN AZPIRI**  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA, UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO, 2023**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ENTIDAD ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA  
OFICIO CPCB/420/2023  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **13 de marzo de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la estudiante **RODRÍGUEZ ÁVILA DANIELA** con número de cuenta **521462686** con la tesis titulada **"Ectoparasitismo en pequeños mamíferos no voladores a lo largo de gradientes de perturbación antrópica del hábitat y el paisaje en la región de Calakmul, México"**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS DANIEL ÁVILA CABADILLA** quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA  
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI  
Vocal: DR. DANIEL SOKANI SÁNCHEZ MONTES  
Vocal: DR. MAURICIO RICARDO QUESADA AVENDAÑO  
Secretario: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 17 de mayo de 2023

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por darme la oportunidad de vincularme como estudiante de maestría, por brindarme el apoyo académico, asesoramiento, el espacio y las herramientas para poder desarrollar mi proyecto de posgrado.

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT) por el apoyo financiero, el cual me permitió costear mi estadía en el territorio mexicano y poder realizar mis estudios al otorgarme la beca No. Registro 788634. Agradezco también a esta institución por el financiamiento del proyecto “Potenciales detonantes de enfermedades en paisajes tropicales” (CONAHCyT, No. CB-40809, 2022-2019, Responsable Dra. Mariana Yolotl Alvarez Añorve) y al Programa de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM por el financiamiento del proyecto “Enfermedades de árboles en un bosque naturalmente fragmentado (Petenes de Selva): una aproximación desde la epidemiología del paisaje” (PAPIIT, UNAM, No. IN229920, 2022-2020, Responsable: Dr. Luis Daniel Avila Cabadilla).

A mi tutor principal, el Dr. Luis Daniel Avila-Cabadilla por su gran confianza y por brindarme la oportunidad de formar parte de su laboratorio, por su constante apoyo, paciencia, dirección e instrucción para conmigo, mi formación y el desarrollo de mi proyecto y por compartirme sus conocimientos y experiencias.

A los doctores pertenecientes a mi Comité tutor, Julieta Malvido y Gerardo Suzán por su apoyo, asesoría y consejo durante el desarrollo del proyecto y mi formación.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Primeramente, a Jesús y a la Virgen de Guadalupe por permitirme el poder venir a visitar, conocer y estudiar en el bello territorio mexicano. A mi abuelita Alicia por siempre orar por mis estudios, a mis padres Liliana Avila y Uriel Rodríguez por los ánimos para aventurarme en esta increíble experiencia.

A mi novio Camilo Sánchez por acompañarme en cada etapa desde la distancia y darme ánimo y fuerzas en cada instante, tanto en campo como en mis logros académicos durante estos dos años y a mi mejor amiga Lizeth Prieto por siempre escucharme y estar allí cuando la necesité.

A mis queridos amigos y técnicos de campo Samuel Torres y Bima Torres por toda la ayuda, la cual fue crucial para poner, levantar y cebar trampas, también por la instrucción recibida, por brindarme su amistad y compartirme sus conocimientos y experiencias. A mis amigos Orianita y Diani, por los buenos momentos, las risas y por brindarme su amistad. Hicieron muy feliz mi estadía en campo y en México, de igual forma a los técnicos del muestreo Pauline Santana e Israel Flores por su apoyo, ayuda, supervisión y enseñanzas en campo, sin las cuales no hubiese sido posible realizar el muestreo de pequeños mamíferos.

A la Dra. Mariana Yolotl por su ayuda con la planeación y diseño del estudio, así como por su asesoría, consejo y revisión de este proyecto.

A los colegas Virginia Santana, Oriana Ramírez, Diana Fuentes, Mijal Montelongo, Jacqueline Hernández, Lorena Dávila, Brenda Maya, Monserrat, Adua Olvera, Claudia de la Fuente, Sandy, René Vela, Ángel, Rafael Peralta, Xólotl Domínguez, Treisy Guardado, Octavio Ibarra y Luis Manuel junto con los doctores Pablo Rodríguez, Sandra Betancourt, Daniel Sokani y Ángel Mares por su apoyo en campo, la toma de datos y ayuda con los equipos además de las experiencias y grandes momentos vividos, sin los cuales no se hubiese podido levantar este gran estudio de pequeños mamíferos, de igual forma por su instrucción y ayuda para con la identificación de los ectoparásitos encontrados.

También agradezco por el uso de las áreas al M en C. José Adalberto Zúñiga Morales y al Lic. Carlos Enrique Coutiño Cal y Mayor, director y subdirector de la Reserva de la Biosfera Calakmul (CONANP), respectivamente, por las atenciones brindadas y por facilitarnos el acceso a sitios de estudio ubicados en la reserva. Asimismo, agradezco a los ejidos Nuevo Becal, Kilómetro 120, Veinte de Noviembre, Caobas, Centauro del Norte, Ley de Fomento, Santa Rosa y Crescencio Rejón por las atenciones brindadas, permitiéndonos trabajar en sus terrenos. Finalmente agradezco a la asociación “Productores Forestales de Calakmul AC, por la valiosa información que compartieron acerca de algunos sitios de estudio, así como por facilitar nuestra labor en las Áreas Destinadas Voluntariamente a la Conservación” de varios ejidos de la región.

A los doctores y sinodos de mi proyecto Alberto Ken Oyama, Ek del Val, Julieta Benítez, Daniel Sokani y Mauricio Quesada por la revisión, consejo y asesoría para la escritura de este documento.

## **DEDICATORIA**

*A Jesús y a la Guadalupana por estar siempre conmigo en esta travesía en México*

*A mi madre Liliana y mi abuelita Alicia, las mujeres que me inspiran*

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
<b>OBJETIVOS E HIPOTESIS</b> .....	<b>7</b>
Objetivo general .....	7
Objetivos específicos.....	7
Hipótesis.....	8
<b>ANTECEDENTES</b> .....	<b>8</b>
Factores que estructuran las comunidades de pequeños mamíferos.....	8
Respuesta funcional de los pequeños mamíferos ante los cambios en su ambiente.....	10
Ectoparasitismo en pequeños mamíferos de México .....	11
<b>METODOLOGÍA</b> .....	<b>14</b>
Área de estudio.....	14
Sitios de estudio .....	14
Muestreo de pequeños mamíferos y sus ectoparásitos .....	16
Caracterización del hábitat .....	17
Caracterización del paisaje.....	18
<b>ANÁLISIS DE DATOS</b> .....	<b>20</b>
Diversidad de las comunidades de pequeños mamíferos .....	20
Comparación de las comunidades de pequeños mamíferos y ectoparásitos a lo largo del gradiente .....	20
Respuesta de las comunidades de pequeños mamíferos y ectoparásitos ante los predictores ambientales.....	21
Respuesta funcional de la comunidad de pequeños mamíferos.....	21
Interacción pequeño mamífero – familia de ectoparásitos .....	23
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>23</b>
Caracterización de la comunidad de pequeños mamíferos.....	23
Respuesta de los pequeños mamíferos ante los factores ambientales .....	27
Interacción hospedero- ectoparásito .....	30
Factores que modulan el ectoparasitismo en la comunidad de pequeños mamíferos.....	32
Predictores del ectoparasitismo en la comunidad de pequeños mamíferos .....	36
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>37</b>
Variación en las comunidades de pequeños mamíferos .....	37
Respuesta de los pequeños mamíferos ante los predictores del hábitat.....	39

Respuestas de los pequeños mamíferos ante los predictores del paisaje.....	42
Respuestas de los atributos funcionales de los pequeños mamíferos .....	45
Variación en las comunidades de ectoparásitos a lo largo del gradiente.....	49
Interacción pequeño mamífero - ectoparásito .....	49
Respuesta de las familias de ectoparásitos ante los predictores ambientales .....	51
Respuestas de las familias de ectoparásitos de las dos especies más frecuentes ante los predictores ambientales .....	57
Predictores del ectoparasitismo .....	58
<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>60</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>63</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>90</b>
Apéndice 1. Atributos funcionales considerados para evaluar la respuesta de los pequeños mamíferos ante la variación en la vegetación y el paisaje además de la variación del ectoparasitismo entre especies.....	90
Apéndice 2a. Ejes de las ordenaciones de escalamiento multidimensional no métrico NMDS para resumir las variaciones en los predictores del hábitat por sitio .....	95
Apéndice 2b. Coeficientes de correlación de Spearman para los parámetros del hábitat.....	96
Apéndice 3a. Ejes de las ordenaciones de escalamiento multidimensional no métrico NMDS para resumir las variaciones en los predictores del paisaje por sitio .....	97
Apéndice 3b. Coeficientes de correlación de Spearman para los parámetros del paisaje. ....	99
Apéndice 4. Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de los pequeños mamíferos ante los predictores ambientales.....	101
Apéndice 5. Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de las familias de ectoparásitos ante los predictores ambientales.....	102
Apéndice 6 . Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de las familias de ectoparásitos encontradas en las dos especies más frecuentes ante los predictores ambientales.....	103
Apéndice 7. Análisis del RLQ y las cuatro esquinas para evaluar la respuesta de los atributos funcionales ante los predictores ambientales.....	105
Apéndice 8. Cálculos de diversidad verdadera mediante los números de Hill de las especies de pequeños mamíferos presentes a lo largo del gradiente de estudio .....	106

## RESUMEN

Las comunidades biológicas enfrentan cambios sustanciales causados por la deforestación y la fragmentación, lo cual, resulta en la formación de paisajes antropogénicos y modificaciones en su estructura. La variación en los atributos ambientales produce respuestas diferenciales en las especies, las cuales dependen de los aspectos que se derivan de sus estrategias de vida. En este estudio, se evaluó la respuesta de las comunidades de pequeños mamíferos y sus ectoparásitos ante la variación en los atributos de la vegetación y el paisaje a lo largo de un gradiente dentro y alrededor de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Para ello, se realizaron análisis en tres niveles de integración de estas comunidades: 1) composición taxonómica, 2) respuesta funcional y 3) familias de ectoparásitos. Los resultados revelan que las comunidades de pequeños mamíferos se encuentran altamente influenciadas por la variación en la estructura de la vegetación, así como por los atributos del paisaje, donde algunas variables como el área basal, la altura del dosel y la profundidad del mantillo pueden modular la respuesta de algunas especies. De igual forma, las familias de ectoparásitos que interactuaron con estas comunidades presentaron una alta afinidad por las preferencias de sus hospederos, como la variación en los porcentajes de cobertura y la conectividad entre los fragmentos del bosque nativo. Las preferencias del hábitat por parte de cada especie repercutieron en sus respuestas a lo largo del gradiente, mientras que la composición de la vegetación, así como la presencia del bosque nativo y secundario influyeron en la variación de los atributos funcionales relacionados con el hábito alimenticio y el tipo de locomoción en las comunidades de micromamíferos. Las especies *Heteromys gaumeri* y *Marmosa mexicana* presentaron una mayor vulnerabilidad ante los cambios en su hábitat, mostrando una asociación positiva con altos niveles de área basal y altura del dosel en bosques maduros. Los ectoparásitos temporales, como las pulgas y los ácaros trombicúlidos, mostraron afinidad por sitios más heterogéneos, mientras que los ectoparásitos permanentes, como los piojos, estuvieron altamente relacionados con la preferencia por hábitats conservados de sus hospederos. Estos resultados revelan cómo la conservación de los remanentes de bosque nativo y el entendimiento sobre la dinámica hospedero-ectoparásito es útil para 1) mantener la regulación poblacional de especies generalistas de pequeños mamíferos y sus ectoparásitos, 2) evitar la pérdida de hábitats conservados, 3) aportar al conocimiento de los ciclos naturales del parasitismo y 4) mitigar la dispersión de las poblaciones de ectoparásitos relacionados con enfermedades zoonóticas, lo cual es crucial para la toma de decisiones, el manejo y la conservación de los ecosistemas y la salud humana.

## ABSTRACT

Biological communities are facing substantial changes caused by deforestation and perturbation events, which result in anthropogenic landscapes and modifications on species interactions and communities structure. The variation in environmental attributes might produce different responses to species, which depend mainly on their natural history. In this study, we evaluated the response of small mammals communities and their associated ectoparasites to variation in vegetation and landscape attributes along a gradient in and around the Calakmul Biosphere at three integration levels: 1) taxonomic composition, 2) functional response and 3) ectoparasites families. Our results reveal that small mammals communities are highly influenced by the variation in the structure of the vegetation as well as by landscape attributes, where basal area, canopy height and litter depth modulated the response of species whereas ectoparasites were also highly associated with the response of their hosts to variation in the percentage of coverage and connectivity between fragments of native forests. Habitat specialization showed differences between simplified and conserved habitats, given the specific requirements of each species, whereas the identity of the vegetation and secondary succession landscapes influenced the selection of determined functional traits on small mammals communities. *H. gaumeri* and *M. mexicana* were sensitive to variation and positively associated with high levels of basal area and canopy height on mature forests. Temporal ectoparasites, such as fleas and chigger mites showed affinity for heterogeneous sites whereas permanent ectoparasites, such as lice were highly related with the preference for conserved habitats of their principal hosts. Our results reveal how the conservation of native forest remnants, and the understanding of species interaction are useful to 1) maintain a control of generalist small mammal and ectoparasites species, 2) avoid habitat specialist loss, 3) maintain natural cycles of parasitism and 4) decrease in ectoparasites related with zoonotic diseases, which is crucial for ecosystems management, communities ecology and human health.

## INTRODUCCIÓN

Los parásitos forman parte importante de la diversidad biológica (Krasnov y Poulin, 2006), pues impactan en la estructura de las comunidades al regular las densidades de hospederos, lo cual repercute en la riqueza de especies e incide en la complejidad de las redes tróficas (Klein et al., 2018; López-Pérez et al., 2022; Shuai et al., 2022). El parasitismo provoca cambios en los niveles de competencia y modifica la dieta, el comportamiento, la respuesta inmune y la fisiología de los individuos, lo cual reduce su éxito reproductivo y aumenta su vulnerabilidad ante la predación (Christe et al., 2006). Esta interacción también actúa como un bioindicador de poblaciones sanas, al regular las densidades de especies generalistas, lo cual, sumado a la presencia o ausencia de determinadas especies de parásitos especialistas, puede indicar el estado de “salud” de un ecosistema (Hatcher et al., 2012). Sin embargo, algunos parásitos actúan como vectores en la transmisión de virus y bacterias relacionadas con enfermedades zoonóticas, lo que destaca la relevancia de su estudio para la epidemiología y la salud pública (Hugot et al., 2001; Shuai et al., 2022).

Dentro de los parásitos externos (ectoparásitos) destacan principalmente los artrópodos, los cuales se encuentran mayormente asociados a mamíferos, reptiles y aves, incluyendo diversos ordenes de insectos como pulgas, piojos o moscos además de algunos arácnidos como garrapatas y otros grupos de ácaros localizados en tegumentos exteriores o cavidades como las fosas nasales y los oídos (López-Pérez et al., 2022; Shilereyo et al., 2022). En forma general, este grupo depende de parámetros relacionados al hospedero al igual que de los rasgos funcionales de su especie, como la densidad, el sexo, la edad, la dinámica social o el comportamiento de defensa y anidación, lo cual, controla su transmisión, modula sus nichos ecológicos y determina la estructura de sus infracomunidades (Pilosof et al., 2012; Young et al., 2015; Sponchiado et al., 2017; López-Pérez et al., 2022). Asimismo, algunas características del hábitat, como la estructura de la vegetación, la complejidad del sotobosque y la cobertura del dosel (Poulin et al., 2006) son factores importantes para la reproducción y desarrollo de algunos ectoparásitos temporales, los cuales presentan estadios fuera del hospedero ubicados dentro de la vegetación que son más susceptibles ante las variaciones ambientales de su entorno. Las condiciones en la temperatura y la precipitación, así como el cambio en la humedad relativa y la incidencia de la luz solar (Klein et al., 2018) también

pueden afectar o promover el desarrollo de las larvas de algunos ectoparásitos, como ocurre en algunas especies de garrapatas que ovipositan dentro del mantillo (Waladde et al., 1996; Anderson y Magnarelli, 2008; Izá, 2010; Liljesthröm y Lareschi, 2018). Otras propiedades del microhábitat como el tipo de material, la profundidad y la localización del nido pueden influir sobre el desarrollo de algunos de los estadios de otros ectoparásitos, como se ha documentado en larvas de pulgas y ácaros nidícolas (Krasnov et al., 2005; Kaminskienè et al., 2020). Adicionalmente, algunas características de menor escala relacionadas al cuerpo y al pelaje del hospedero, como el área que este cubre, la muda y la intensidad del acicalamiento (*grooming*), constituyen factores importantes para algunas especies de piojos y ácaros (Marshall, 1981).

A nivel del paisaje, la distribución geográfica, la tasa de movilidad y el tamaño de las áreas de acción de los hospederos (Møller et al., 1993; Hamidi y Bueno-Marí, 2021) también pueden influir en la abundancia y prevalencia de algunos tipos de ectoparásitos, al igual que, la disponibilidad de hembras y el solapamiento de los territorios entre individuos, pueden facilitar su transmisión horizontal a través del contacto directo, especialmente durante la época reproductiva, como se ha documentado en machos hospederos polígamos (Krasnov et al., 2006; Buchholz y Dick, 2017). Estos factores favorecen su dispersión y permeabilidad ya que la movilización entre diferentes parches de vegetación o estratos de forrajeo puede incrementar la tasa de encuentro con nuevos hospederos y facilitar la adquisición de nuevos ectoparásitos (Krasnov et al., 2002; Lareschi y Krasnov, 2010; Buchholz y Dick, 2017; Shilereyo et al., 2022).

### **Los pequeños mamíferos no voladores**

Los pequeños mamíferos no voladores (Rodentia, Didelphimorphia, Paucituberculata y Eulipotyphla) son ampliamente reconocidos por su variedad de funciones ecológicas, ya que pueden modificar la estructura de la vegetación, depredando plántulas y dispersando semillas, lo cual contribuye a la regeneración de los bosques (Morand et al., 2007; Young et al., 2015). De igual forma, su alta fecundidad y la variabilidad de respuestas que presentan ante los cambios de su hábitat los convierte en un buen indicador del nivel de perturbación en una zona determinada (Monteiro-Vieira y Monteiro-Filho, 2003; Dirzo et al., 2014; Arce-Peña et al., 2019; Morales-Díaz et al., 2019). Los pequeños mamíferos también conforman

uno de los eslabones más importantes dentro de la cadena trófica, al ser presas clave de una amplia gama de especies y a su vez por ser depredadores de varios tipos de invertebrados (Young et al., 2015; Morales-Díaz et al., 2019). Igualmente, son reconocidos como reguladores de las poblaciones de otros vertebrados al ser polinizadores y vectores de múltiples agentes infecciosos, representando a su vez uno de los grupos más importantes de hospederos de varios grupos de ectoparásitos, lo cual modula sus densidades y afecta a otras interacciones como la intensidad de la herbivoría y los niveles de predación dentro del ecosistema (Sinclair, 2003; Poulin et al., 2006; Young, et al., 2015).

La densidad y abundancia de los pequeños mamíferos depende de las condiciones y los cambios de su hábitat, especialmente de la estructura de la vegetación, en donde los altos porcentajes de sotobosque y una mayor cantidad de cobertura vegetal, les confiere protección contra los depredadores (Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2021). Otros factores como un estrato arbóreo bien desarrollado y mayores alturas en los árboles (Sánchez-Cordero et al., 2005) además de la presencia de rocas, mantillo y troncos caídos en el suelo, representan lugares óptimos para sus nidos y refugios, lo cual contribuye a su éxito reproductivo (Bermúdez et al., 2010; Morales-Díaz et al., 2019). A nivel del paisaje, la presencia de barreras ecológicas y diferentes tipos de coberturas además de la conectividad entre los fragmentos de bosque nativo pueden modificar su dispersión y movilidad (Wolff, 1999), lo cual depende del tamaño de su distribución geográfica y de la flexibilidad de su dieta (Morales-Díaz et al., 2019). Las respuestas que los pequeños mamíferos pueden presentar ante los disturbios dependen de las diferencias en las preferencias de hábitat, ya que hay especies que son intolerantes y sensibles ante los cambios en su ambiente, por lo cual son menos abundantes en mosaicos perturbados. Por otro lado, otras especies generalistas y oportunistas presentan una mejor adaptación ante estos cambios y ocupan fácilmente nuevos hábitats dada la ausencia de sus depredadores y competidores (Utrera et al., 2000; Wolff, 2007; Suzán et al., 2008; Froeschke et al., 2013). Estas diferencias ecológicas también repercuten en la adquisición de algunos tipos de ectoparásitos, ya que las especies generalistas comúnmente relacionadas con enfermedades transmisibles son más abundantes y móviles dentro de paisajes fragmentados (Wolff, 2007; Püttker et al., 2008) por lo cual presentan una mayor carga parasitaria (Madinah et al., 2011; Erazo et al., 2019).

Entre los grupos principales de ectoparásitos encontrados sobre pequeños mamíferos se pueden destacar la clase Insecta con los órdenes Siphonaptera y Psocodea y a la clase Acarina, los cuales presentan una amplia variabilidad de hábitos ecológicos (Estébanes-González et al. 2011). Los ácaros laelápidos se alimentan de piel muerta o secreciones glandulares de las crías de los pequeños mamíferos que habitan en los nidos. Por otro lado, las larvas parásitas de los ácaros trombicúlidos, se localizan principalmente en la cabeza o en las orejas (Shatrov y Kudryashova, 2006) y se alimentan de fluidos tisulares o sangre (Hoffman, 1990; Balashov et al., 2007; Montiel et al., 2009). Otros ectoparásitos hematófagos y temporales (Medvedev y Krasnov, 2006) como las garrapatas de las familias Ixodidae y Argasidae (Durdin, 2006) así como las pulgas de las familias Pulicidae, Ceratophyllidae, Rhopalopsyllidae y Ctenophthalmidae, pueden presentar estadios larvales y adultos que se encuentran en los nidos o el pelaje (Acosta, 2005; Vázquez et al., 2005). Este grupo también presenta ectoparásitos permanentes que tienen adaptaciones morfológicas especializadas (garras tibio-tarsales y piezas bucales perforantes) para adherirse al pelaje, como los ácaros de las familias Listrophoridae y Myobiidae, que se alimentan de secreciones sebáceas. De igual forma, los piojos chupadores caracterizados por su gran especificidad presentan una relación más estrecha con este grupo, como las familias Nophthiriidae, Enderleinellidae, Hoplopleuridae, Linognathidae y Polyplacidae (Cannon, 2010; De la Fuente, 2014; Sánchez-Montes et al., 2016; Klein et al., 2018), que son hematófagos, específicas y mayormente encontradas sobre roedores (Kim, 2006).

Los ectoparásitos de los pequeños mamíferos presentan una alta sensibilidad ante los cambios ambientales (Carmichael et al., 2007) y dependen de la disponibilidad de hospederos y del contacto entre individuos para su propagación. Por tanto, la respuesta que estos pueden presentar ante los gradientes de perturbación (Leirs y Singleton, 2006) está sujeta a su capacidad de infestación, su grado de especificidad y a la variación en los aspectos de su ciclo de vida (Lareschi y Krasnov, 2010; López-Pérez et al., 2022). Por ende, un aumento en la abundancia de hospederos oportunistas puede incrementar su prevalencia, mientras que la ausencia de un hospedero determinado afecta las abundancias de algunos grupos. En este sentido, el estudio y la información sobre la interacción pequeño mamífero-ectoparásito podría incrementar el conocimiento sobre la influencia de los cambios en la estructura del hábitat sobre ambas comunidades (Bonifaz y Mena, 2021). Esto es de gran utilidad al

momento de tomar decisiones de manejo de las enfermedades zoonóticas, la salud pública y la conservación de los ecosistemas, dado el rol que los ectoparásitos tienen sobre sus hospederos y la variedad de respuestas que los pequeños mamíferos pueden presentar ante las perturbaciones (Morand y Poulin, 2006; Hatcher et al., 2012; Shireleyo et al., 2022).

Por ello, con el fin de analizar la influencia de las condiciones de la vegetación y el paisaje sobre la comunidad de pequeños mamíferos y sus ectoparásitos junto con la susceptibilidad de los hospederos ante el ectoparasitismo, en este estudio se examinaron las respuestas de estas dos comunidades a lo largo de un gradiente de perturbación en la región de Calakmul, una zona de bosque tropical con una gran biodiversidad que presenta una amplia gama de mosaicos vegetales resultantes de actividades como la agricultura, la fragmentación y la deforestación (García-Gil y Pat-Fernández, 2000). Esta investigación busca aportar información relevante relacionada con la integración de cuatro aspectos importantes de las comunidades de pequeños mamíferos no voladores y sus ectoparásitos, las cuales corresponden a: a) su respuesta ante los gradientes de perturbación en paisajes complejos (Lundqvist et al., 1990; Umetsu y Pardini, 2007; Lareschi y Krasnov, 2010; Gómez-Rodríguez et al., 2015), b) la dinámica de sus interacciones (Balashov et al., 2007; Obiegala et al., 2021), c) el estudio de los atributos funcionales de los pequeños mamíferos (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; García-Navas, 2019; Onditi et al., 2022) y d) la susceptibilidad que la comunidad de hospederos puede presentar ante el ectoparasitismo (Cardoso et al., 2016; Hamidi y Bueno-Marí, 2021; Shuai et al., 2022).

## **OBJETIVOS E HIPOTESIS**

### **Objetivo general**

Identificar la influencia de la variación en la estructura y composición de la vegetación, así como de la configuración y composición del paisaje sobre la estructura y composición de la comunidad de pequeños mamíferos y sus ectoparásitos a lo largo de un gradiente de perturbación dentro y alrededor de la Reserva de la Biosfera de Calakmul.

### **Objetivos específicos**

- a) Caracterizar la estructura y composición de las comunidades de pequeños mamíferos presentes en un gradiente de perturbación en el bosque tropical de Calakmul.

- b) Caracterizar la respuesta funcional de las comunidades de pequeños mamíferos ante la variación en los atributos del hábitat y el paisaje a lo largo del gradiente de estudio.
- c) Describir la estructura y composición de las familias de ectoparásitos asociados a los pequeños mamíferos presentes en este gradiente.
- d) Determinar la red de interacciones parásito-huésped entre las principales familias de ectoparásitos y los pequeños mamíferos encontrados.

### **Hipótesis**

Se plantea que: a) la composición de las comunidades de pequeños mamíferos no voladores a lo largo del gradiente responderá más a los atributos relacionados con la variación en la estructura de la vegetación que a los atributos del paisaje, b) las diferencias en los aspectos ecológicos de las especies determinarán su respuesta a la variación de estos atributos, c) los pequeños mamíferos y los ectoparásitos de hábitos generalistas serán mayormente abundantes y prevalentes en sitios que presenten algún grado de perturbación y d) las preferencias del hábitat por parte de cada hospedero incidirán en la ocurrencia e interacción con determinadas familias de ectoparásitos.

### **ANTECEDENTES**

#### **Factores que estructuran las comunidades de pequeños mamíferos**

Es poco el conocimiento sobre el comportamiento y la distribución de las comunidades de pequeños mamíferos no voladores a través de gradientes con distinto nivel de perturbación. Sin embargo, se ha documentado que sus respuestas podrían estar relacionadas con las diferencias en las preferencias del hábitat, por ejemplo, en Costa Rica, un estudio realizado por Saénz (1999) encontró que la ocurrencia de *Ototylomys phyllotis* se encuentra directamente relacionada con la altura de los árboles y el número de especies arbóreas, mientras que en Chiapas, Sánchez-Cordero et al. (2005) encontraron que la abundancia de *Mus musculus*, se encuentra inversamente relacionada con el porcentaje de cobertura de herbáceas, mientras que la altura de la vegetación fue crucial para la abundancia del roedor *Reithrodontomys gracilis*. También se ha documentado que la abundancia de los roedores y marsupiales puede variar con la época estacional, siendo la época de lluvias la que tiene un mayor aumento poblacional por la productividad y disponibilidad de alimento (Hernández-Betancourt et al., 2008). Otros estudios reportan altas abundancias de algunas especies en

sitios caracterizados por estratos arbóreos desarrollados de mayor altura además de altos porcentajes de rocas, troncos caídos y montículos (Bermúdez et al., 2010).

Otras especies de roedores presentan cierto nivel de tolerancia en sitios heterogéneos, como algunas especies de heterómidos que dispersan especies de plantas pioneras en sitios perturbados o estudios que reportan una mayor diversidad y abundancia de roedores en sitios con un grado de perturbación intermedia (Vera y Conde y Rocha, 2006). Una situación similar se ha observado con marsupiales didelfidos, los cuales pueden presentar altas abundancias en sitios perturbados mientras que algunas pocas especies pueden preferir hábitats más conservados y continuos (Cruz-Salazar et al., 2016). Un estudio realizado por Morales-Díaz et al., (2019) en la estación biológica de Chamela en Jalisco, encontraron que una de las especies más frecuentes *Liomys pictus* estuvo mayormente asociada a los sitios que presentaban una mayor cobertura arbórea y un mayor número de individuos, mientras que otras especies más generalistas fueron afines a sitios con una mayor cobertura de sotobosque, menor cobertura arbórea y poca complejidad en la vegetación.

En la península de Yucatán, Hernández-Betancourt et al., (2003) caracterizaron el área de acción y la organización social de *Heteromys gaumeri* en una selva mediana subcaducifolia del municipio de Tzucacab, seguidamente Hernández-Betancourt et al., (2008) describieron la fluctuación poblacional de la rata orejuda *Ototylomys phyllotis* en la misma zona. Igualmente, Cimé-Pool et al., (2010) analizaron la comunidad de roedores en la Reserva de Dzilam, en donde encontraron una fuerte influencia del nivel de perturbación sobre la rata orejuda. De igual forma, Panti-May et al., (2012) evaluaron la ocurrencia y parámetros poblacionales de *Mus musculus* y *Rattus rattus* en cercanías a zonas urbanas mientras que Hernández-Betancourt et al., (2012) encontraron una mayor diversidad de roedores silvestres y endémicos en pequeños fragmentos de acahual en la Reserva de Cuxtal.

A nivel de paisaje, los estudios de San-José et al., (2014) en la selva Lacandona y Morales-Díaz et al., (2019) en Chamela, encontraron una influencia de la estructura del paisaje, en el primer caso sobre las preferencias de los roedores y en el segundo caso, un efecto de la escala espacial, a la cual estos respondieron positivamente a buffers del paisaje entre 500 y 1500 metros en donde algunas especies estuvieron asociadas a largas extensiones de bosques preservados. Igualmente, estudios realizados en marsupiales han encontrado que algunas

especies se ven afectadas por el número de parches y la continuidad de zonas conservadas, pese a que este grupo se encuentra asociado principalmente a hábitats perturbados (Cruz-Salazar et al., 2016). Otras especies de pequeños mamíferos consideradas como generalistas se encuentran mayormente relacionadas con la transmisión de patógenos y se reconocen por su capacidad de aprovechar la heterogeneidad ambiental para ser dominantes y mantener una alta densidad poblacional lo cual se denomina “ratonización” (Hulbert y Boag, 2001; Morand et al., 2007; Reperant et al., 2009; Arellano et al., 2012; Dirzo et al., 2014; Arce-Peña et al., 2019). En consecuencia, generalistas como *Oligoryzomys fulvescens*, *Zygodontomys brevicauda* y *Peromyscus maniculatus* podrían favorecer la transmisión de enfermedades zoonóticas como el hantavirus (Utrera et al., 2000; Suzán et al., 2008; Froeschke et al., 2013) o la enfermedad de Lyme a través de vectores como el caso del roedor *Peromyscus leocopus* y la garrapata de patas negras *Ixodes scapularis* (Nupp y Swihart, 1996; Walker et al., 1998; Allan et al., 2003; Azpiri et al., 2005; Deem et al., 2008; Suzán et al., 2008; Medina-Vogel, 2010; Froeschke et al., 2013; Arce-Peña et al., 2019).

### **Respuesta funcional de los pequeños mamíferos ante los cambios en su ambiente**

En cuanto al estudio de los atributos funcionales de los mamíferos, existen algunas revisiones generales que compilan y clasifican algunos de los rasgos más importantes para este grupo de vertebrados junto con su interpretación, como el listado de Gómez–Ortiz y Moreno, (2017). Con respecto al análisis de conjuntos de rasgos funcionales más específicos, algunos autores como Rivas-Rodríguez y Linares, (2010) evaluaron la relación entre la longitud y características de la pata posterior de roedores sigmodontinos con atributos involucrados en el tipo de locomoción y preferencia del hábitat. En este estudio se encontró que el tamaño de la pata si está relacionado con las características del estrato por donde la especie se moviliza, ya sea por vegetación boscosa (una pata caracterizada por presentar una superficie larga, dedos medios largos y garras cortas), vegetación abierta (patas más largas y dedos cortos) o sobre los árboles (patas anchas, garras cortas y dedos largos). De igual forma, el trabajo de Acevedo, (2018) evaluó la variación de los rasgos funcionales de los roedores con respecto a la fragmentación, encontrando que algunos de estos atributos como el tamaño corporal y el gremio trófico responden ante las variaciones en la estructura de su hábitat. Por otra parte, los autores Santini et al., (2019) realizaron un análisis filogenético para ver la influencia del grado de urbanización sobre los atributos funcionales de varias especies de mamíferos

circundantes a paisajes sinantrópicos. Adicionalmente, Hannibal et al., (2020) identificaron el peso de parámetros relacionados con la vegetación y el paisaje sobre un conjunto de atributos funcionales de roedores, encontrando que los especialistas que eran arborícolas estuvieron más asociados con hábitats caracterizados por una mayor cobertura del dosel y troncos caídos, mientras que la variación en los gremios tróficos se relacionó con las diferencias en el porcentaje de arbustos y disponibilidad de semillas. Asimismo, Borges y Loyola, (2021) encontraron una diferenciación en la respuesta de los atributos funcionales de las especies de roedores ante el cambio climático, mientras que Paniccia et al., (2022) hallaron que la variación en la composición y la estructura del paisaje fue importante para la selección de algunos atributos funcionales de los roedores relacionados con el gremio trófico, el patrón de actividad y la masa corporal en un área del Mediterráneo.

### **Ectoparasitismo en pequeños mamíferos de México**

Los estudios de ectoparasitismo enfocados en pequeños mamíferos en México abarcan principalmente los siguientes aspectos: a) revisión general de las especies de los diferentes grupos de ectoparásitos con los registros de sus hospederos y localidades, b) estudios de campo o revisión de ejemplares de colecciones biológicas enfocados en el ectoparasitismo y sus interacciones con los pequeños mamíferos y c) estudios enfocados en el rol de los ectoparásitos como factor clave en la transmisión de bacterias y virus importantes dentro de las enfermedades zoonóticas. Para el primer caso, el trabajo de Light et al., (2020a) compila de forma general la lista de especies y registros de ectoparásitos de todos los grupos para roedores de la familia Cricetidae, completando un total de 110 especies de hospederos para 31 estados del territorio mexicano. Igualmente, Acosta-Gutiérrez, (2014) realiza un listado de las especies de pulgas reportadas para México junto con Sánchez-Montes et al., (2013); Pérez et al., (2014) y Sánchez-Montes et al., (2018), quienes presentan una revisión de las especies de piojos chupadores con su lista de hospederos y un análisis de la diversidad de ácaros para México incluyendo especies parasitas y no parasitas de mamíferos. En un caso más específico, Guzmán-Cornejo et al., (2016) hacen una revisión de las garrapatas del género *Dermacentor*, sus hospederos y distribución de estas especies en México al igual que Herrera-Mares et al., (2022), quienes presentan una revisión de la distribución geográfica de los ácaros Parasitiformes y Acariformes presentes en roedores cricétidos.

En el caso de los estudios relacionados con el muestreo de los ectoparásitos a lo largo de diferentes estados en el territorio mexicano, Estébanes-González y Cervantes, (2005) realizan una revisión de los ácaros ectoparásitos del material biológico de roedores provenientes de los estados de Baja California Sur, Jalisco, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Veracruz y Chiapas, encontrando ácaros y garrapatas de las familias Acaridae, Glycyphagidae, Histiostomatidae, Laelapidae, Linstrophoridae y Macronyssidae además de Argasidae e Ixodidae respectivamente. En el mismo año, Acosta, (2005) realiza un estudio de las pulgas de los roedores en Querétaro, mientras que, en el estado de Nuevo León, Tijera-Medina, (2005) encuentra garrapatas, ácaros y pulgas. De igual manera, en el estado de Colima, Estébanes-González et al., (2011) encontraron a la familia de ácaros laelápidos como la mejor representada en el muestreo de roedores. Por otro lado, Guzmán-Cornejo et al., (2012) hace una revisión de los ectoparásitos de los marsupiales mexicanos *Tlacuatzin canescens* y *Marmosa mexicana*, en los estados de Oaxaca y Veracruz, encontrando nuevos registros de pulgas y garrapatas en la primera especie, y reportando por primera vez a la garrapata *Ixodes luciae* para la segunda. Por otra parte, Acosta y Fernández, (2015) encuentran una mayor prevalencia de pulgas en los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz, mientras que, para el estado de Yucatán, Baak-Baak et al., (2018) encuentran ácaros laelápidos y piojos en roedores. Asimismo, Córdoba-Fierro, (2019) reportan una mayor abundancia de pulgas en un estudio de roedores en el estado de Chihuahua, mientras que, en la reserva de Chamela, Guzmán-Cornejo et al., (2020) y Guzmán-Cornejo y Herrera Mares, (2021) reportan ácaros de las familias Laelapidae y Linstrophoridae junto con garrapatas de la familia Ixodidae en cricétidos y otros mamíferos de mayor talla. No obstante, para la región de Calakmul, los estudios sobre ectoparasitismo son escasos, con un solo trabajo realizado por Villalobos-Cuevas et al., (2016), quienes hicieron un estudio de las pulgas parásitas en la región incluyendo a las presentes en pequeños mamíferos, encontrando 10 especies de las familias Pulicidae y Rhopalopsyllidae principalmente en mamíferos de mayor talla.

En cuanto a los estudios relacionados con los ectoparásitos y su relevancia como vectores de virus y bacterias, Panti-May et al., (2015) analizaron la ocurrencia de *Rickettsia felis* en roedores y grandes marsupiales de Yucatán. Igualmente, Peniche-Lara et al., (2015) y Solís-Hernández et al., (2016) evaluaron la prevalencia de *Rickettsia typhi* y *Borrelia burgdorferi* en garrapatas mientras que Torres-Castro et al., (2017) analizaron la presencia de flavivirus

en roedores en el mismo estado. Sumado a lo anterior, Panti-May et al., (2021) hicieron una revisión de la información relacionada con los parásitos zoonóticos y su relación con micromamíferos en la Península de Yucatán. Por otro lado, Dzib-Paredes et al., (2022) y Sosa-Bibiano et al., (2022) estudiaron la presencia de estos dos patógenos y su relación con *Leishmania* en roedores de la región junto con López-Pérez et al., (2022) quienes evaluaron la diversidad de *Rickettsia* y su relación los ectoparásitos de mamíferos en Sinaloa.

Por otra parte, los estudios dirigidos a evaluar la influencia del hábitat y del hospedero sobre las comunidades de ectoparásitos en pequeños mamíferos son pocos, Gómez-Rodríguez et al., (2015) estudiaron la partición de hábitat en los ectoparásitos de pequeños mamíferos en la estación biológica de Chamela, encontrando diferencias marcadas de las distintas familias de ácaros por zonas del cuerpo de los roedores. Barriga, (2021) encontró que la pérdida del bosque podría estar relacionada con el aumento en la carga ectoparasitaria en roedores de la selva Lacandona, mientras que Giles, (2021), en una zona de Tamaulipas, reportó una mayor abundancia de garrapatas en relación con la diversidad de la vegetación, la profundidad del mantillo y la época primaveral. Por otro lado, Dáttilo et al., (2020) analizaron cómo esta comunidad se ve afectada por las características ecológicas de las especies, encontrando que los pequeños mamíferos con un menor tamaño corporal y altos rangos de dispersión pueden presentar una mayor abundancia de ectoparásitos.

Por tal motivo y dada la poca cantidad de estudios que integren la variación en la estructura y composición de los pequeños mamíferos y sus ectoparásitos, así como sus respuestas funcionales con respecto a diferentes tipos de predictores a lo largo de gradientes de perturbación, para este estudio se plantea un análisis enfocado en las respuestas de estas comunidades en el bosque tropical de Calakmul. Lo anterior, con el fin de evaluar la influencia de la composición y la estructura de la vegetación junto con los atributos de la composición y configuración del paisaje. Este proyecto se considera como una de las primeras investigaciones que aborda las respuestas de estas comunidades de forma simultánea, resaltando la importancia de los mecanismos de las historias de vida en la respuesta de cada especie y familia de ectoparásitos. También, se analiza la relevancia de la conservación de los ecosistemas nativos para el mantenimiento de las dinámicas de estas

comunidades, así como las repercusiones que los disturbios antrópicos ejercen sobre estas interacciones y su relación con la transmisión de las enfermedades zoonóticas.

## **METODOLOGÍA**

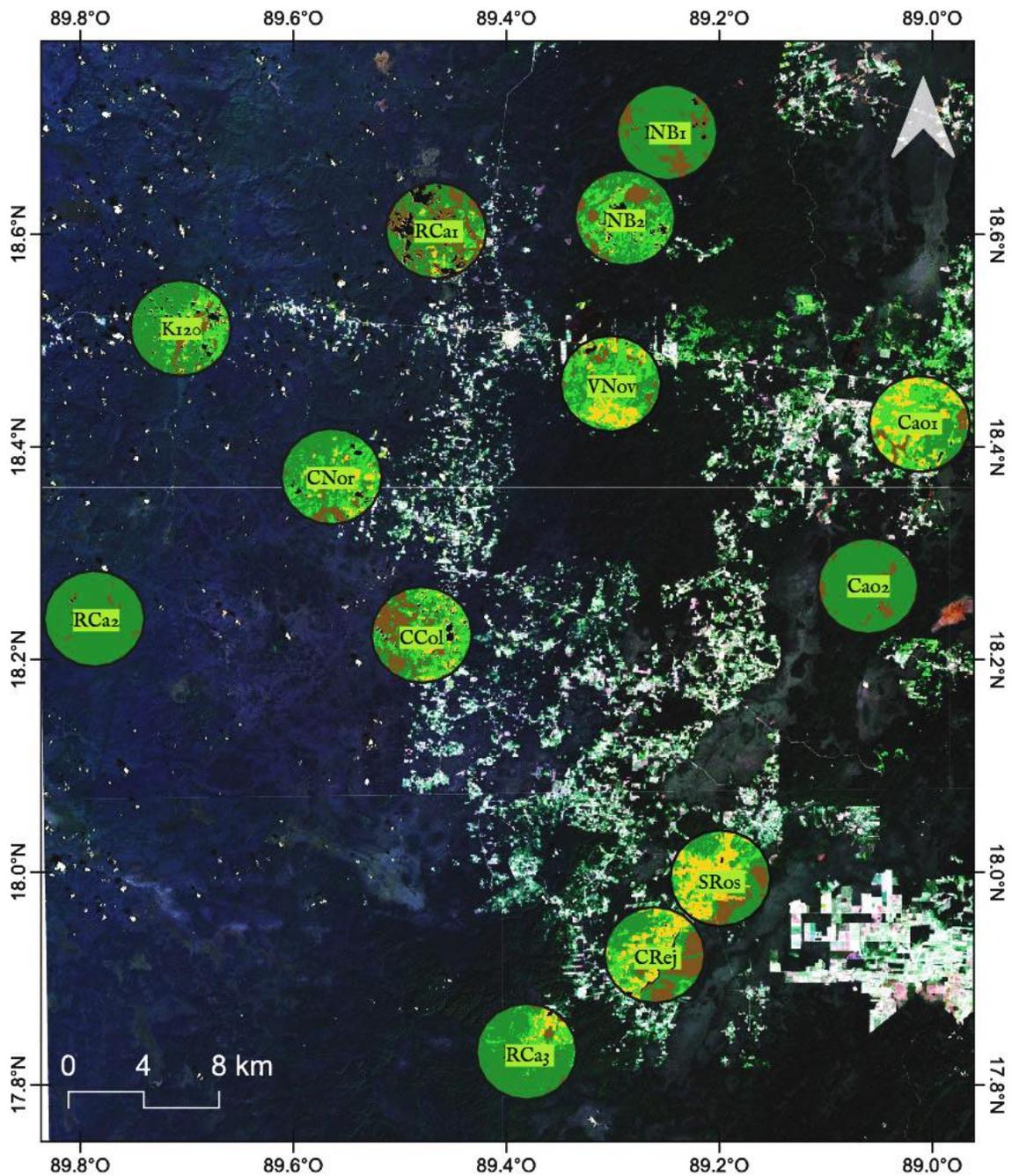
### **Área de estudio**

El muestreo se llevó a cabo durante la época seca (abril a julio del 2021 – marzo a junio del 2022) y la época de lluvias (septiembre a noviembre del 2021) dentro y en los alrededores de la Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC), localizada en el sur de la Península de Yucatán, en los estados de Campeche y Quintana Roo, México (18° 36' 43.2" N, 89° 32' 52.8" W) (Fig. 1). El clima de la región es cálido y subhúmedo de acuerdo con la clasificación de Köppen, con una temperatura promedio de 26°C y una precipitación anual media de 1000 a 1500mm (Vargas-Contreras et al. 2009). La zona presenta tres épocas estacionales, las cuales corresponden a: seca (marzo – abril), lluvias (junio a octubre) y nortes (noviembre a febrero), respectivamente. Los dos tipos de vegetación predominante corresponden al bosque tropical semideciduo (SFo), caracterizado por presentar una altura del dosel que puede ir desde los 18 hasta los 25 metros y el bosque inundable espinoso (Tho), cuya altura del dosel varía de 8 a 15m (Pablo-Rodríguez et al., 2022). No obstante y a pesar de que la Reserva de Calakmul corresponde a la segunda extensión de bosque tropical más grande del país con un alto grado de conectividad importante para la conservación de este tipo de ecosistemas (Hernández-Huerta et al., 2000; Villalobos-Cuevas et al., 2016), presenta algunas problemáticas como la agricultura intensiva, altas tasas de deforestación y cambios de uso del suelo (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Vargas-Contreras et al., 2009). Estas amenazas han promovido la formación de mosaicos y fragmentos de diferentes tamaños compuestos por bosque nativo y bosque secundario rodeados por una matriz de pastizales y campos de cultivo (Ramírez-Delgado et al., 2014).

### **Sitios de estudio**

La caracterización de las comunidades se llevó a cabo a lo largo de trece sitios permanentes, los cuales, representan un gradiente en términos de la variación en la vegetación del bosque y la configuración y composición del paisaje. Estos sitios fueron elegidos a partir del análisis de imágenes por medio de Google Earth (<http://earth.google.com>) y a partir de la información local aportada por propietarios de la región. En cada sitio se implementó una parcela de 100

x 100 m ubicada dentro del mismo tipo de vegetación, con el fin de maximizar la variación en el gradiente a lo largo de la reserva y sus alrededores. Los sitios fueron establecidos con una distancia mínima de 1000m entre uno y otro, con el fin de evitar efectos de solapamiento, cada una de las parcelas correspondió a 0.1 ha (50 x 20 m) de extensión dividida en diez cuadrantes de 100 m<sup>2</sup> (10 x 10 m) según lo propuesto por Gentry, (1982).



**Figura 1.** Localización de los sitios de estudio. El color verde oscuro corresponde al bosque semidecidual, el color marrón corresponde al bosque espinoso, el color verde claro corresponde al bosque secundario y el color amarillo corresponde a las zonas de cultivo. **Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRej); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov).

### **Muestreo de pequeños mamíferos y sus ectoparásitos**

Se empleó un método estandarizado con 120 trampas Sherman (<https://www.shermantraps.com>) dispuestas en una cuadrícula de 100 x 100 metros, en donde se colocaron 100 de estas sobre el suelo separadas a 10m y 20 más en los árboles a una altura de 1.5m. Se usó un cebo compuesto de mantequilla de maní, avena en hojuelas y esencia de vainilla y se espolvoreó avena en cada entrada. Las trampas permanecieron abiertas desde las 17:00 hasta las 7:00h, siendo revisadas en horas de la mañana y recibadas en horas de la tarde. Se realizó un muestreo de cinco noches en total por cada sitio, siendo muestreada una noche por sitio de abril a junio del 2021 junto con dos noches por sitio de septiembre a noviembre del mismo año y marzo a junio del 2022. Los muestreos se llevaron a cabo en ausencia de lluvias y se interrumpieron durante las semanas de luna llena con el fin de evitar la posible influencia de la luz lunar sobre las capturas de los pequeños mamíferos no voladores.

Después de la revisión de las trampas, los individuos capturados fueron transportados en bolsas de algodón individuales etiquetadas con la hora en la que fueron recogidos y con el ID correspondiente (RO1 en adelante). Luego fueron llevados al laboratorio de procesamiento y se transfirieron a bolsas plásticas personalizadas con el fin de evitar la filtración de sus ectoparásitos. Los individuos fueron identificados siguiendo a Álvarez-Castañeda et al. (2017) y fueron pesados registrando su sexo, edad (adulto y juvenil) y estado reproductivo (no reproductivo, machos escrotados, hembras lactantes y gestantes) siguiendo a Kunz et al., (1996). Las hembras gestantes no se procesaron por ectoparásitos. A excepción de los juveniles todos los adultos fueron procesados por medio de cámaras de gas mediante el uso de una pieza de algodón humedecida con 30ul de isoflurano (Mize et al., 2011) localizada en cada bolsa por 1 minuto, con el fin de lograr el mayor desprendimiento posible de los artrópodos. Seguidamente, se extrajo al individuo por medio de guantes personalizados y se cepilló su cuerpo en dirección contraria al pelo sobre una bandeja blanca con una película de agua para poder visualizar los ectoparásitos que se desprendieron por 2 minutos. Luego

se procedió a realizar una revisión más detallada durante 10 minutos por medio de pinzas y cepillos individuales (Chinchilla-Carmona et al., 2013), para lo cual, se consideraron tres zonas principales, correspondientes a: a) zona de la cabeza, b) zona dorsal y c) zona ventral de cada individuo. Las bolsas utilizadas y la película de agua se revisaron seguidamente para la captura de los ectoparásitos que allí se desprendieron.

Los artrópodos encontrados fueron almacenados en etanol 96% en tubos individuales etiquetados con la zona y el número del individuo de donde fueron colectados. Después de la revisión por ectoparásitos, se realizaron las mediciones estandarizadas de pequeños mamíferos correspondientes a la longitud total (LT), la distancia cabeza-cuerpo (CC), la longitud de la oreja (LO), la longitud de la cola (LC) y la longitud de la pata (LP) siguiendo a Hoffmann et al., (2010); Nagorsen y Peterson, (1980) y Giraldo y Durán, (2011). Seguidamente, se tomaron fotografías de cada individuo y se liberaron en cercanías al sitio en donde fueron encontrados. La identificación de las familias de ectoparásitos se llevó a cabo por medio de características morfológicas y asesoramiento por parte de expertos de la UNAM (Linardi, et al., 1991).

La captura y manejo de pequeños mamíferos no voladores se realizó de conformidad con las leyes mexicanas, contando con la autorización de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (licencias: SGPA/DGVS/02066/20, SCPA/DGVS/02039/21, y SGPA/DGVS/ 00783/23) y de la “Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas” (memorando: D-RBC-070/2020, D-RBC-010/2021 y D-RBC-236/2022). El protocolo de muestreo también fue aprobado por el “Comité de Ética en Investigación y Docencia” de la “Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Mérida” de la “Universidad Nacional Autónoma de México” (oficio: ENES/MID/CEID/002/ 2021).

### **Caracterización del hábitat**

Para la información sobre la composición de la vegetación de cada una de las parcelas de estudio, se emplearon los datos de un censo previo de vegetación realizado en la zona, en el cual se contaron e identificaron a especie todos los individuos leñosos con un diámetro igual o mayor a 5 cm. Adicionalmente, en este censo, se caracterizó la estructura del hábitat y se midieron las alturas de los árboles emergentes en cada uno de los cuadrantes de 100 m<sup>2</sup> de cada parcela, registrando el número de ramas de los individuos arbóreos con alturas mayores

a 1,30 m. También se utilizaron las variables relacionadas con el cálculo del índice de área de planta (PAI) mediante un Plant Canopy Analyzer de modelo LAI-2200 (LI-COR, USA) en 18 puntos distribuidos a lo largo de tres transectos de 50m en cada una de las parcelas, utilizado para estimar la variación en el número de estratos vegetativos (Fournier et al., 2003).

Para evaluar la densidad del sotobosque se utilizó un fondo blanco de 3 x 3 m ubicado a 10 m de la cámara, tomando cuatro fotografías en ocho puntos aleatorios en cada uno de los sitios, para estimar el porcentaje del fondo blanco cubierto por la vegetación mediante el software ImageJ (Morales-Díaz et al., 2019). La composición del sotobosque se calculó a partir de parcelas de 1 x 1 m ubicadas en cada uno de los cuadrantes de los sitios, para estimar los porcentajes de cobertura de: a) suelo desnudo; b) ramas muertas y troncos; c) rocas; d) pasto; e) plantas herbáceas y f) plantas leñosas de sotobosque mayores a 1,5 m. De igual forma, se midió la profundidad del mantillo en el centro de cada parcela, siguiendo a Arias-Caballero et al., (2015) y Jiménez, (2016). A partir de lo anterior, se obtuvieron las siguientes variables referentes a la estructura de la vegetación y la composición del sotobosque: el número total de individuos (IndN), el número total de ramas (NBr), el área basal (BAr), la altura media los árboles emergentes (CanopyH), el índice de área de planta (PAI), la densidad del sotobosque (UVD), y la profundidad del mantillo (LiD) de cada una de las parcelas de estudio. Estas variables se utilizaron por su relevancia para la abundancia y protección de los pequeños mamíferos, así como su relación como sitios favorables para la reproducción de ectoparásitos (Bermúdez et al., 2010; Morales-Díaz et al., 2019)

### **Caracterización del paisaje**

Para los datos relacionados con la variación del paisaje, se empleó la información ya recopilada para la zona sobre estos atributos, la cual se obtuvo previamente por medio del análisis de dos imágenes satelitales del Landsat Sentinels-2 (HLS) Project, las cuales fueron armonizadas de los satélites Sentinel-2: NASA/USGS Landsat 8 y ESA (European Space Agency) por medio de la base de datos de la NASA (<https://search.earthdata.nasa.gov/search>). Luego, un set de imágenes de reflectancia S30 se ajustó al satélite Landsat 8 con el fin de obtener: a) imágenes con una resolución espacial nominal de 30m, las cuales fueron extraídas durante la época seca (Febrero del 2021) para facilitar la distinción de los diferentes tipos de vegetación por la ausencia de nubes; b)

imágenes proyectadas en el sistema de coordenadas WGS84/UTM y c) imágenes compuestas por diez bandas espectrales incluyendo: B02: blue, B03: green, B04: red, B05: red-Edge 1, B06: red-Edge 2, B07: red-Edge 3, B08: NIR Broad, B8A: NIR Narrow, B11: SWIR 1, y B12: SWIR 2. Las imágenes fueron clasificadas usando algoritmos Random Forest del plugin de clasificación “Semiautomática” (SCP) de QGIS (<http://qgis.org/>), en donde las regiones de interés denominadas como (ROIs) por sus siglas en inglés fueron establecidas a partir de 8 clases de cobertura consideradas como las más relevantes y conspicuas de la región. Estas clases representaron los tipos de cobertura originales, como el bosque semidecidual maduro, el bosque espinoso, las sabanas y los cuerpos de agua junto con los tipos de cobertura más transformados como el bosque secundario, los campos de cultivo, el suelo desnudo y los asentamientos humanos.

También se emplearon los datos ya existentes sobre la caracterización del paisaje de cada una de las parcelas a diferentes escalas focales, las cuales consistieron en círculos concéntricos que abarcaron desde los 1000 hasta los 5000 m de radio para evaluar la respuesta de los pequeños mamíferos y la escala de efecto sobre estas comunidades. Estos análisis previos no tomaron en cuenta la escala de 500 m por su ineficiencia a la hora de analizar información relacionada sobre el tamaño del fragmento en relación con la configuración del paisaje. El análisis de la composición del paisaje empleó algunas métricas, como el índice PLAND (referido al porcentaje de cobertura del paisaje), el cual se usó para los cuatro tipos de cobertura más relevantes a lo largo del gradiente, clasificados de la siguiente forma: Bosque semidecidual (SFo), Bosque espinoso (Tfo), Bosque semidecidual secundario (SSF) y zonas de cultivo (AFi). Adicionalmente, se estimaron otros parámetros como el área promedio (AREA), el área de borde (ED), y el índice de forma (SHAPE) para los parches del bosque semidecidual (SFo), el cual correspondió al tipo de cobertura mejor representado de la región. A partir de estas métricas, se cuantificó la cantidad del hábitat continuo, el efecto del área de borde y la forma de los parches más conservados, con el fin de buscar las posibles relaciones de estos atributos espaciales con las abundancias de los pequeños mamíferos (Morales-Díaz et al., 2019).

Para las métricas relacionadas con la configuración del paisaje, se utilizaron los datos ya calculados para el proyecto por medio de Fragstats v.4.2.1 como: a) Índice de aglomeración

o agrupamiento (CLUMPY), el cual hace referencia al grado de dispersión del parche; b) Índice de interpersión y yuxtaposición (IJI), que hace referencia la distancia entre parches adyacentes a otros parches con un tipo de cobertura diferente; c) Índice de la distancia promedio al vecino más cercano (ENN), referente al grado de aislamiento entre parches del mismo tipo de cobertura y d) el tamaño efectivo de malla (MESH), referente al grado de subdivisión de parches con el mismo tipo de cobertura (Badii y Landeros, 2007) (Fig. 1).

## **ANÁLISIS DE DATOS**

### **Diversidad de las comunidades de pequeños mamíferos**

Los análisis estadísticos se realizaron por medio de Excel y RStudio (R Core team, 2019) utilizando una significancia de  $p < 0,05$ . Se calculó la cobertura de muestra para cada uno de los sitios y se construyeron curvas de interpolación y extrapolación con los números de Hill para obtener: a) la riqueza de especies ( $q = 0$ ), b) el número de "especies típicas o comunes" o diversidad de Shannon ( $q = 1$ ) y c) las especies dominantes ( $q = 2$ ) para cada una de las comunidades a lo largo del gradiente. Adicionalmente, se graficaron los perfiles de diversidad con un intervalo de confianza del 95% mediante el paquete iNext (Chao et al., 2014) y se calcularon los valores teóricos correspondientes dada la baja abundancia de algunas especies en algunos de los sitios de estudio (Apéndice 7).

### **Comparación de las comunidades de pequeños mamíferos y ectoparásitos a lo largo del gradiente**

Se emplearon ordenaciones de escalamiento multidimensional no restringidas NMDS para analizar las similitudes entre la composición de las comunidades de hospederos y ectoparásitos a lo largo de los trece sitios de estudio por medio del paquete "vegan" en la versión 3.5.3 de RStudio (R Core team, 2019). Estas correlaciones permitieron observar la relación entre las variables de respuesta por parte de las comunidades de hospederos y ectoparásitos con respecto a los diferentes grupos de predictores evaluados (estructura y composición de la vegetación, así como atributos de configuración y composición del paisaje). El análisis se realizó a dos escalas de organización: a) con las comunidades de los pequeños mamíferos en cada sitio y b) infracomunitario relacionado con las familias de ectoparásitos asociadas a estos. Los cálculos se hicieron utilizando disimilitudes de Bray-

Curtis y se estimó el índice de estrés de la ordenación como una aproximación cuantitativa de su ajuste mediante el valor de Kruskal (valor de estrés = cercano a cero).

### **Respuesta de las comunidades de pequeños mamíferos y ectoparásitos ante los predictores ambientales**

Se realizaron análisis de redundancia basado en distancias, los cuales son restringidos y permiten una mayor flexibilidad en términos de la disimilitud de los datos. Para ello, se realizó un cálculo de distancias seguido de un análisis de redundancia (RDA) mediante la creación de una matriz X principalmente relacionada con las variables independientes y el uso de un modelo ANOVA junto con una matriz Y relacionada con las variables de respuesta utilizando las distancias de “Jaccard” o “Euclidiana” dependiendo de la naturaleza de los datos. Los análisis se realizaron en los siguientes niveles: a) la composición taxonómica de los pequeños mamíferos, b) la composición de las familias de ectoparásitos y c) las proporciones de familias de ectoparásitos encontradas sobre las especies de hospederos más frecuentes. A partir de allí, se obtuvieron los valores de correlación con una significancia de  $p (< 0,05)$  para cada uno de los niveles mencionados y cada conjunto de datos ambientales de forma independiente, los cuales correspondieron a: a) la composición y estructura de la vegetación (relacionada en este análisis como “hábitat”) y b) los atributos del paisaje en términos de su composición, configuración general y de los parches de SFo (Legendre y Anderson, 1999). Estos análisis también se utilizaron para evaluar la posible susceptibilidad al ectoparasitismo, mediante el cálculo de la media ponderada de cada atributo funcional por sitio, así como para los valores de la diversidad de Hill y los valores de la ordenación NMDS relacionados con la composición taxonómica de los hospederos (Tabla 3). Lo anterior, se realizó con el fin de comprender cuál de estos factores podría explicar el parasitismo en las comunidades de los pequeños mamíferos.

### **Respuesta funcional de la comunidad de pequeños mamíferos**

Con el fin de entender cómo los atributos funcionales de los pequeños mamíferos responden a los patrones espaciales en los gradientes de perturbación, se obtuvo un conjunto de rasgos morfológicos y ecológicos generales para mamíferos (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Rodríguez y Ojeda, 2014), los cuales se clasificaron dentro de categorías relacionadas con: a) atributos de estrategia de vida y b) caracteres morfológicos que pudiesen responder a los

cambios en las condiciones del hábitat y del paisaje y que a su vez representen una posible susceptibilidad al ectoparasitismo (Cisneros et al., 2015; Dreiss et al., 2015; Gonçalves et al., 2016.; Ramírez-Bautista et al., 2020). Entre los atributos de estrategia de vida seleccionados se encuentran rasgos relacionados con el nicho espacial como el estrato primario de forrajeo y el nicho trófico como el gremio alimenticio, dado que estos atributos están relacionados con el éxito reproductivo y la supervivencia de las comunidades estudiadas, por lo cual pueden responder a los cambios de uso del suelo y la fragmentación (Acevedo, 2018). Por otra parte, algunos de los caracteres morfológicos seleccionados correspondieron a: longitud total, longitud de la cola, masa corporal y longitud de la pata trasera, los cuales se midieron en campo junto con la amplitud del arco cigomático (revisado en literatura) además de rasgos reproductivos relacionados con la estrategia de vida como el tamaño de la camada y la localización primaria del refugio, los cuales fueron considerados como predictores relevantes de las interacciones, ya que podrían representar diferencias importantes en las respuestas del hospedero y la vulnerabilidad de este ante el ectoparasitismo (Bellay et al., 2015; Cardoso et al., 2021).

Para identificar esta selección de los rasgos funcionales en respuesta a las variables ambientales se utilizó el método de ordenación RLQ y el análisis de las cuatro esquinas. Para lo cual se clasificó el valor de cada rasgo funcional como "categórico" o "continuo" según el tipo de datos, por ejemplo, los valores categóricos de algunos rasgos, como el estrato primario de forrajeo y el gremio alimenticio, se transformaron en variables dummie, con el fin de obtener datos numéricos que indicaran la presencia (1) o ausencia (0) de ese rasgo para cada especie. Para evaluar las relaciones se utilizó el método de las cuatro esquinas con un nivel de significancia de ( $p < 0.1$ ) entre la matriz de las variables ambientales (matriz R) y los rasgos funcionales de las especies (matriz Q) a través de 999 permutaciones, con el fin de crear una matriz de ligamiento que relacionara ambas variables (matriz L). Después, se utilizó una prueba de aleatorización para construir y seleccionar el modelo más plausible, en donde los pesos de las especies y sitios, así como las relaciones de los rasgos funcionales con los atributos ambientales, se derivaron de análisis canónicos a partir de las matrices mencionadas (Bravo-Monzón et al., 2022) (Apéndice 1). Este análisis se empleó por su alta utilidad para comprender la estructura y la dinámica de las comunidades ecológicas y su respuesta funcional ante las perturbaciones (Dray et al., 2014).

## **Interacción pequeño mamífero – familia de ectoparásitos**

Para obtener una visión general de las asociaciones entre las dos comunidades estudiadas, se construyó una red de interacciones mediante el paquete “vegan” y las librerías “ggplot” y “igraph” de RStudio (R Core team, 2019). La red se contruyó usando un mapa de calor por medio de la función “heat.map”, esta gráfica se basó en los individuos de cada especie de pequeño mamífero que presentaron por lo menos un individuo de cada familia de ectoparásitos dividido entre todos los individuos examinados de esa especie de hospedero. Luego se estimó el algoritmo de esta interacción para obtener una vista general de las proporciones señalizadas por medio de la intensidad de color.

## **RESULTADOS**

### **Caracterización de la comunidad de pequeños mamíferos**

Un esfuerzo de muestreo de 7800 trampas noche permitió la captura de 453 individuos, representando dos órdenes, 3 familias, 8 géneros y 8 especies. Se capturaron tres juveniles de las especies *Didelphis virginiana* y *D. marsupialis*, los cuales fueron excluidos de los análisis. Las especies capturadas corresponden a: *Heteromys gaumeri*, *Ototylomys phyllotis*, *Peromyscus yucatanicus*, *Sigmodon toltecus*, *Oryzomys couesi*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Otonyctomys hatti* en el caso de los roedores y *Marmosa mexicana* en los pequeños marsupiales (Fig. 2c). Las dos especies más abundantes fueron *H. gaumeri* y *O. phyllotis* con un total de 236 y 172 individuos, respectivamente. El esfuerzo de muestreo permitió una completitud (SC) del 85 al 100% para todos los sitios, el cual fue considerado como suficiente para caracterizar las comunidades a lo largo del gradiente (Tabla 1).

Se encontraron algunas diferencias en cuanto a la estructura de las comunidades, en donde *H. gaumeri* y *O. phyllotis* fueron predominantes a lo largo del todo el gradiente. En términos de la estructura del hábitat, la riqueza más alta se encontró en sitios caracterizados por una mayor diversidad y número de árboles con una alta cantidad de ramas, como VNov y K120. El ratón de abazones *H. gaumeri* fue dominante en ocho de los sitios y *O. phyllotis* fue dominante en cinco de éstos. Algunas de las especies presentaron una abundancia de 4 a 5 individuos por sitio, como *S. toltecus*, *M. mexicana* y *P. yucatanicus* en comparación a especies que solo presentaron de 1 a 3 individuos como *O. couesi*, *O. hatti* y *O. fulvescens*. La riqueza más baja se observó en sitios relacionados a un mayor porcentaje del bosque

semideciduo y en sitios donde *H. gaumeri* fue dominante como RCa3 y RCa2. Al analizar la curva de acumulación de especies, no se encontró un patrón marcado en cuanto a la diversidad y abundancia de las especies en términos de la complejidad estructural de la vegetación. Sin embargo, fue posible identificar que la diversidad fue menor en sitios con un menor grado de perturbación como RCa3 en comparación a SRos, CCol, RCa1, CNor, VNov y K120, los cuales presentaron la diversidad más alta, en el caso de VNov con 6 y K120 con 5 especies, respectivamente (Fig. 2a).

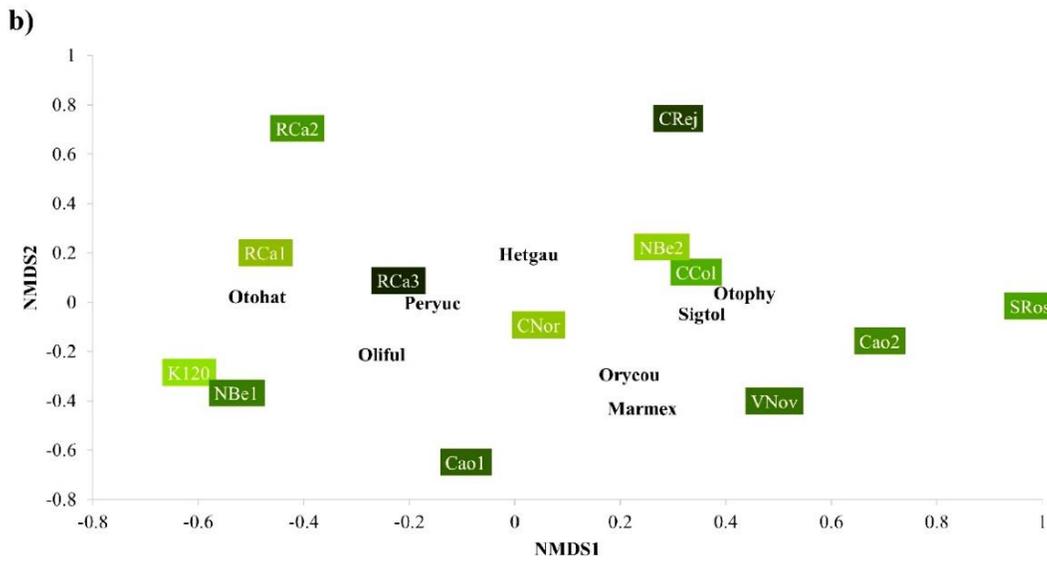
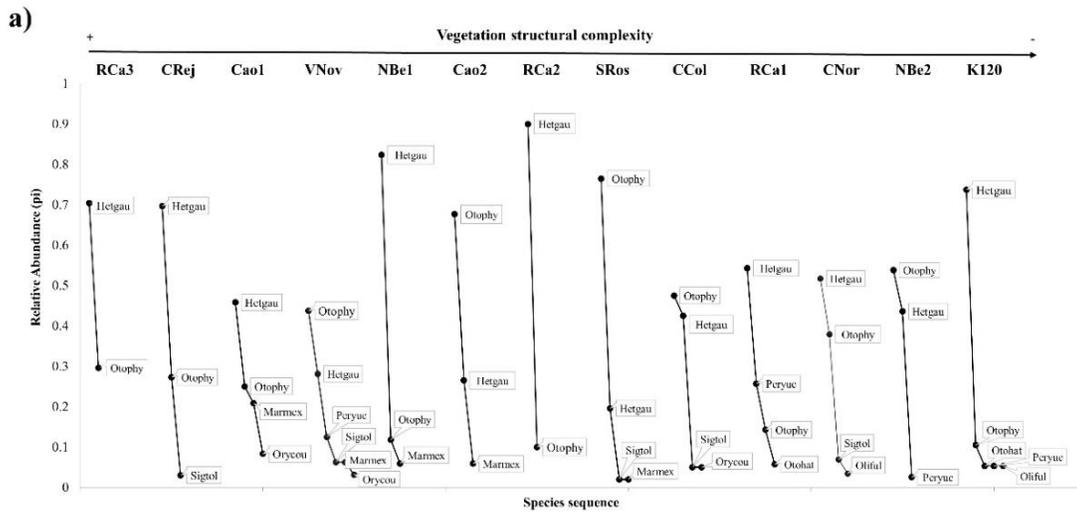
**Tabla 1.** Especies de pequeños mamíferos capturadas a lo largo del gradiente dentro y en los alrededores de la Reserva de Calakmul.

Especies	Gremio	Sitios de estudio												Total	
		RCa3	CRoj	Cao1	VNov	NBe1	Cao2	RCa2	SRos	CCol	RCa1	CNor	NBe2		K120
Didelphimorphia <sup>a</sup>															
Didelphidae <sup>b</sup>															
Didelphinae <sup>c</sup>															
<i>Marmosa mexicana</i> <sup>d</sup>	In	0	0	5	2	1	2	0	1	0	0	0	0	0	11
Rodentia <sup>a</sup>															
Heteromyidae <sup>b</sup>															
Heteromyinae <sup>c</sup>															
<i>Heteromys gaumeri</i> <sup>d</sup>	Gr	19	46	11	9	14	9	36	10	17	19	15	17	14	236
Cricetidae <sup>b</sup>															
Tylomyinae <sup>c</sup>															
<i>Ototylomys phyllotis</i> <sup>d</sup>	Fo	8	18	6	14	2	23	4	39	19	5	11	21	2	172
<i>Otonyctomys hatti</i> <sup>d</sup>	Fr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	3
Neotominae <sup>c</sup>															
<i>Peromyscus yucatanicus</i> <sup>d</sup>	Gr	0	0	0	4	0	0	0	0	0	9	0	1	1	15
Sigmodontinae <sup>c</sup>															
<i>Sigmodon toltecus</i> <sup>d</sup>	Om	0	2	0	2	0	0	0	1	2	0	2	0	0	9
<i>Oryzomys couesi</i> <sup>d</sup>	Om	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	5
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> <sup>d</sup>	Om	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
Abundancia		27	66	24	32	17	34	40	51	40	35	29	39	19	453
Número de especies		2	3	4	6	3	3	2	4	4	4	4	3	5	8
Complejidad del muestreo		100	100	100	97	95	100	100	96	100	100	97	100	85	85-100

**Información de las especies:** orden (a), familia (b), subfamilia (c), especie (d). **Gremio alimenticio:** Granívoro (Gr), Insectívoro (In), Folívoro (Fo), Frugívoro (Fr), Omnívoro (Om). **Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRoj); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov). Los sitios aparecen ordenados en términos de la complejidad estructural de la vegetación. La complejidad del muestreo se expresa en porcentajes.

En los resultados de la ordenación NMDS, los sitios relacionados con altos porcentajes del bosque nativo y altos niveles de área basal, como NBe1 y RCa2 presentaron abundancias

similares y dominancia del ratón de abazones *H. gaumeri*. Por otro lado, algunos de los sitios que tuvieron árboles con un mayor número de ramas y área basal además de la presencia de otros tipos de coberturas, como SRos y Cao2 presentaron altas abundancias de *O. phyllotis*. En contraste, otras especies como *S. toltecus* y *P. yucatanicus* fueron más abundantes en sitios con una alta predominancia del bosque secundario y las zonas de cultivo y en sitios más simplificados en términos de la complejidad estructural de la vegetación como NBe2 y KM120 (Fig. 2b). Los dos sitios en donde la rata semiacuática *O. couesi* fue capturada, presentaron aguadas además de altos porcentajes de cobertura y profundidad del mantillo, así como niveles intermedios de complejidad en la estructura de la vegetación. El pequeño marsupial *M. mexicana* fue abundante en sitios con una mayor área basal y presencia del bosque nativo como NBe1 y Cao2 además de sitios relacionados al bosque secundario, como VNov, SRos y Cao1. Por otro lado, *O. fulvescens* y *O. hattii* fueron encontradas solamente en sitios asociados con mosaicos del bosque nativo y secundario, como K120 y CNor, los cuales también presentaron un mayor número de árboles y ramas (Fig. 2b).



**Figura 2.** Variación en las comunidades de pequeños mamíferos a lo largo del gradiente de perturbación. **a)** Estructura y composición de las comunidades – curva de rango abundancia en relación con la complejidad estructural de la vegetación; **b)** Ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la similitud en las comunidades de pequeños mamíferos a lo largo del gradiente y **c)** Especies de pequeños mamíferos del estudio. **Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRej); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov). **Abreviaturas de las especies:** **A.** Hetgau: *Heteromys gaumeri*, **B.** Otophy: *Ototylomys phyllotis*, **C.** Peryuc: *Peromyscus yucatanicus*, **D.** Marmex: *Marmosa mexicana*, **E.** Sigtol: *Sigmodon toltecus*, **F.** Orycou: *Oryzomys couesi*, **G.** Otohat: *Otonyctomys hattii*, **H.** Oliful: *Oligoryzomys fulvescens*. Los sitios de la ordenación NMDS se muestran de tono oscuro a claro de acuerdo con el grado de complejidad estructural en términos de la vegetación, siendo el color más intenso el de mayor complejidad y el más claro el de menor.

### Respuesta de los pequeños mamíferos ante los factores ambientales

En términos del hábitat, el análisis de redundancia basado en distancias mostró que la composición taxonómica de las especies de pequeños mamíferos respondió positivamente a la estructura de la vegetación ( $F = 2.04$ ,  $P = 0.03$  y  $F = 3.41$ ,  $P = <0.01$ ), en donde el número de individuos arbóreos (IndN), el número de ramas (NBr), el área basal (Bar), la altura del dosel (CanopyH), la densidad del sotobosque (UVD) y la profundidad del mantillo (LiD) mostraron un efecto significativo ( $F = 0.75$ ,  $P = <0.01$ ;  $F = 0.86$ ,  $P = <0.01$ ;  $F = -0.50$ ,  $P = 0.08$ ;  $F = -0.96$ ,  $P = <0.01$ ;  $F = -0.52$ ,  $P = 0.06$ ;  $F = -0.63$ ,  $P = 0.01$  y  $F = -0.77$ ,  $P = <0.01$ , respectivamente) (Apéndice 3). Las especies mostraron respuestas diferenciales ante la variación en los atributos de la vegetación, por ejemplo, las especies *H. gaumeri* y *M. mexicana* presentaron una mayor asociación a sitios relacionados con una mayor área basal en los árboles y una mayor altura del dosel seguidos del roedor *O. phyllotis*. Por otro lado, *O. couesi* y *S. toltecus* mostraron más afinidad por sitios con una alta profundidad del mantillo, una mayor densidad del sotobosque y menor área basal en los árboles. Otras especies como *O. fulvescens* y *P. yucatanicus* estuvieron más relacionadas con los sitios que presentaron un mayor número de árboles de menor altura con una alta cantidad de ramas (Fig. 3a).

Los atributos correspondientes a la composición y configuración del paisaje mostraron una influencia marginal y significativa, respectivamente ( $F = 1.81$ ,  $P = 0.07$  y  $F = 2.50$ ,  $P = <0.01$ ) (Tabla 3) en la escala de 1000m, donde *O. fulvescens*, *S. toltecus*, *P. yucatanicus* y *O. hattii* tuvieron una mayor asociación con los sitios que presentaron un mosaico heterogéneo de coberturas caracterizadas por altos niveles del índice de yuxtaposición (IJI), el cual es mayor cuando los parches del bosque semidecíduo están más interpuestos y mezclados con las zonas de cultivo y el bosque secundario. En contraste, las especies, *H. gaumeri* y *M. mexicana* presentaron una mayor afinidad por sitios con altos porcentajes del bosque nativo y bajos valores de yuxtaposición seguidos de *O. phyllotis* (Fig. 3b). Estas asociaciones se



sotobosque "UnderstComp1 y 2". **Abreviaturas de las especies:** **A.** Hetgau: *Heteromys gaumeri*, **B.** Otophy: *Ototylomys phyllotis*, **C.** Peryuc: *Peromyscus yucatanicus*, **D.** Marmex: *Marmosa mexicana*, **E.** Sigtol: *Sigmodon toltecus*, **F.** Orycou: *Oryzomys couesi*, **G.** Otohat: *Otonyctomys hattii*, **H.** Oliful: *Oligoryzomys fulvescens*. Los acrónimos de las especies aparecen en rojo y los ejes de los predictores aparecen en azul.

En términos del hábitat, desde el punto de vista funcional, el análisis de RLQ y de las cuatro esquinas identificó que la composición de la vegetación influye de forma significativa ( $R = 2.09$ ,  $P = 0.02$ ) en la respuesta de las especies granívoras ( $R = 0.27$ ) y la variación en la amplitud de los arcos cigomáticos ( $R = 0.26$ ) (Tabla 2). De igual forma, este predictor mostró una relación marginal con la variación en la masa corporal ( $R = 0.19$ ). Estos resultados sugieren que las especies granívoras del estudio son más sensibles ante la variación en la identidad de los árboles en cada uno de los sitios, lo cual, determina la presencia o ausencia de semillas y frutos que son importantes en su dieta. Asimismo, la composición de la vegetación es importante en la variabilidad de la amplitud del arco cigomático de las especies, lo cual depende de su gremio alimenticio principal al igual que en la disponibilidad de ciertos tipos de frutos, hojas o semillas, lo cual podría obedecer de forma parcial a los requerimientos energéticos que se podrían ver reflejados en la variación de su masa corporal.

En la escala de 1000m, la composición y la configuración del paisaje ( $R = -1.77$ ,  $P = 0.07$ ;  $R = -1.79$ ,  $P = 0.06$ ) presentaron una relación marginal con la respuesta de las especies granívoras ( $R = 0.21$ ) y la amplitud del arco cigomático ( $R = 0.20$ ). Adicionalmente, estos predictores mostraron una relación más débil con las especies folívoras ( $R = -0.17$ ), el estrato primario de forrajeo terrestre ( $R = 0.16$ ) y la longitud de la pata ( $R = 0.16$ ). Lo anterior indica que las especies granívoras del estudio también son sensibles ante los cambios en los tipos de cobertura, en donde la presencia del bosque nativo puede favorecer su presencia, lo cual también repercute en la variación del arco cigomático. Por otro lado, la configuración del paisaje mostró una tendencia sobre los atributos relacionados con el tipo de locomoción en donde las especies que son principalmente de hábitos terrestres y las que presentan una longitud de pata mayor se ven favorecidas en los sitios más continuos del bosque nativo. Lo anterior, se mantiene al aumentar la escala, ya que la composición del paisaje a los 3000m mostró una relación marginal con el eje 1 ( $R = 1.82$ ,  $P = 0.06$ ) y significativa con el eje 2 ( $R = -1.96$ ,  $P = 0.05$ ) de la ordenación y por ende con los rasgos de largo total ( $R = 0.08$  y  $R = -0.13$ ) y largo de la cola ( $R = 0.12$  y  $R = -0.04$ ). Esto implica que las especies más grandes y con mayor longitud de cola podrían verse beneficiadas por la presencia de bosques

conservados y secundarios, mientras que las especies pequeñas y con colas más cortas están más relacionadas con los sitios principalmente asociados a las zonas de cultivo.

**Tabla 2.** Análisis de doble inercia R y Q y de las cuatro esquinas para la evaluación de la respuesta de los pequeños mamíferos y sus atributos funcionales ante la variación en la vegetación y el paisaje.

Predictores	Atributos funcionales								Q1	Q2	
	Hábitat	G. Granívoro	G. Folívoro	PFS. Terrestre	Masa corporal	Longitud total	Largo de la pata posterior	Largo de la cola			Amplitud del arco cigomático
VegComp2		-0.274	-	-	0.192	-	-	-	0.269	<b>2.098; 0.026</b>	-
R1		<b>-1.877;</b> <b>0.041</b>	-	-	<b>1.647;</b> <b>0.081</b>	-	-	-	<b>2.270;</b> <b>0.012</b>	-	-
R2		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Paisaje											
1000m											
LandCompo1		0.214	-0.170	0.168	-	-	0.160	-	-0.200	<b>-1.777; 0.073</b>	-
LandConfig1		0.203	-0.175	0.181	-	-	0.175	-	-0.183	<b>-1.796; 0.068</b>	-
R1		<b>-2.028;</b> <b>0.029</b>	<b>1.782;</b> <b>0.069</b>	<b>-1.890;</b> <b>0.045</b>	-	-	<b>-1.843;</b> <b>0.058</b>	-	<b>1.942;</b> <b>0.044</b>	-	-
R2		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3000m											
LandCompo1		-	-	-	-	0.086	-	0.125	-	<b>1.828; 0.057</b>	-
LandCompo2		-	-	-	-	-0.136	-	-0.043	-	-	<b>-1.965; 0.049</b>
R1		-	-	-	-	-	-	<b>1.643; 0.099</b>	-	-	-
R2		-	-	-	-	<b>1.921; 0.046</b>	-	-	-	-	-

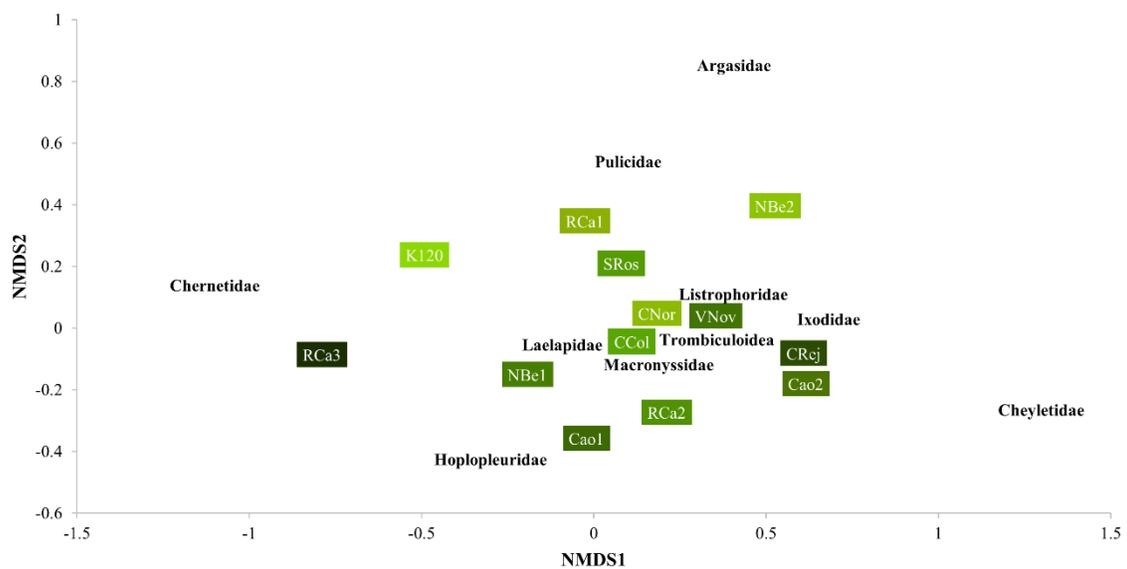
**Predictores del hábitat:** Ejes de la composición de la vegetación denominada como “VegComp1 y 2”, Estructura de la vegetación “VegStruct1 y 2”, Composición del sotobosque “UnderstComp1 y 2”. **Predictores del paisaje:** Ejes de la composición del paisaje “LandCompo1 y 2”, Configuración del paisaje “LandConfig1 y 2” y Configuración de los parches del bosque semidecíduo “PatchForestConfig1 y 2”. **Atributos funcionales:** G: Gremio alimenticio. PFS: Estrato primario de forrajeo. Los valores se muestran según el coeficiente de correlación R y el valor de p. Adicionalmente se muestran los valores de correlación de cada atributo con los ejes R1 y R2 de la ordenación y las correlaciones de cada predictor con los ejes Q1 y Q2 del análisis. Las relaciones significativas (valor de  $p \leq 0.05$ ) aparecen en negrita y las relaciones marginales ( $0.05 < \text{valor de } p \leq 0.10$ ) aparecen en negrita y cursiva. Solo se muestran los atributos funcionales que presentaron alguna relación significativa con los predictores ambientales.

### Interacción hospedero- ectoparásito

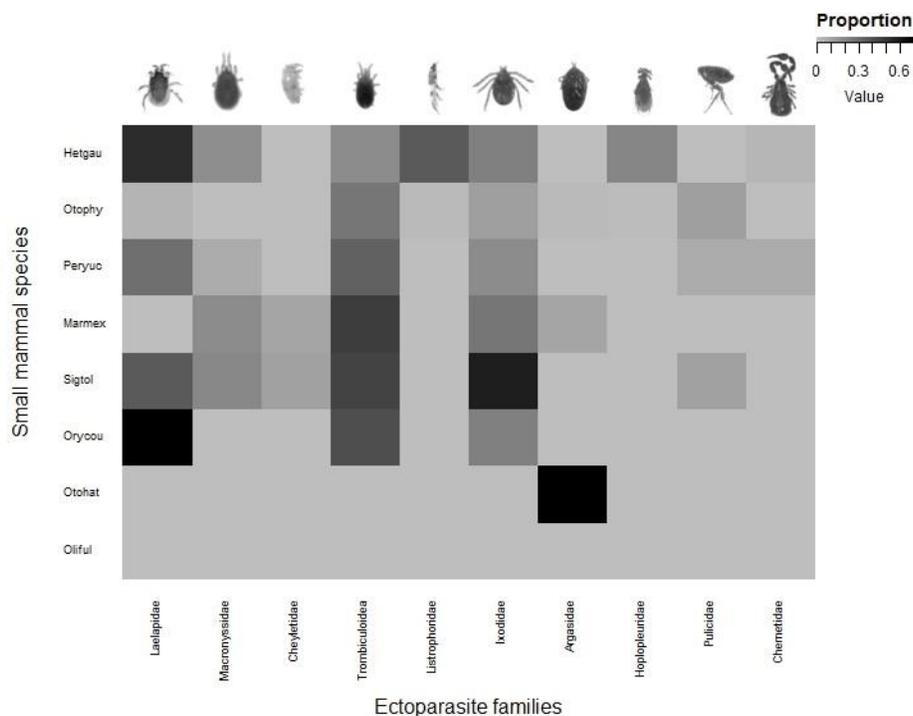
Se colectaron 3826 individuos de las familias Ixodidae, Argasidae (garrapatas); Laelapidae, Macronyssidae, Linstrophoridae, Cheyletidae y la super familia Trombiculoidea; Hoplopleuridae (piojos chupadores) y Pulicidae (pulgas). También se encontraron pseudoscorpiones foréticos de la familia Chernetidae sobre los roedores *H. gaumeri* y *P. yucatanicus*. La ordenación NMDS mostró que las garrapatas duras y los ácaros trombicúlidos, laelápidos y listrofóridos estuvieron presentes a lo largo de todo el gradiente. Sin embargo, los ácaros laelápidos y los pseudoscorpiones fueron predominantes en los sitios más complejos e intermedios en términos de la estructura de la vegetación caracterizados por una mayor cobertura y profundidad del mantillo como CNor, CRej, K120, RCa1 y RCa3

(Fig. 4a). Otros de los sitios caracterizados por un mayor porcentaje del bosque nativo como Cao2 y RCa3 además de los sitios que presentaron altos niveles de área basal y altura del dosel como Cao1, RCa2 y RCa3 tuvieron proporciones similares de piojos chupadores. Otros sitios relacionados con un mayor número de ramas en los árboles y altos valores del índice de área de planta (PAI) como NBe2, K120 y CCol tuvieron una proporción similar de pulgas, mientras que los sitios con una mayor proporción de bosque secundario y zonas de cultivo como NBe2, RCa1 y VNov presentaron una composición similar de garrapatas blandas.

a)



b)



**Figura 4.** Variación en las comunidades de las familias de ectoparásitos a lo largo del gradiente de perturbación. **a)** Ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) mostrando la composición de las comunidades y **b)** Red de interacción pequeño mamífero – familia de ectoparásitos. **Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CREj); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov). **Abreviaturas de las especies:** **A.** Hetgau: *Heteromys gaumeri*, **B.** Otophy: *Ototylomys phyllotis*, **C.** Peryuc: *Peromyscus yucatanicus*, **D.** Marmex: *Marmosa mexicana*, **E.** Sigtol: *Sigmodon toltecus*, **F.** Orycou: *Oryzomys couesi*, **G.** Otohah: *Otonyctomys hatti*, **H.** Oliful: *Oligoryzomys fulvescens*. **Familias de ectoparásitos:** Piojos chupadores: Hoplopleuridae; Ácaros: Lirophoridae, Trombiculoidea, Laelapidae, Macronyssidae, Cheyletidae; Garrapatas: Argasidae, Ixodidae, Pulgas: Pulicidae; Pseudoscorpiones: Chernetidae. La fuerza interacción corresponde a la intensidad del color. Los sitios de la ordenación NMDS se muestran de tono oscuro a claro de acuerdo con el grado de complejidad estructural en términos de la vegetación, siendo el color más intenso el de mayor complejidad y el más claro el de menor.

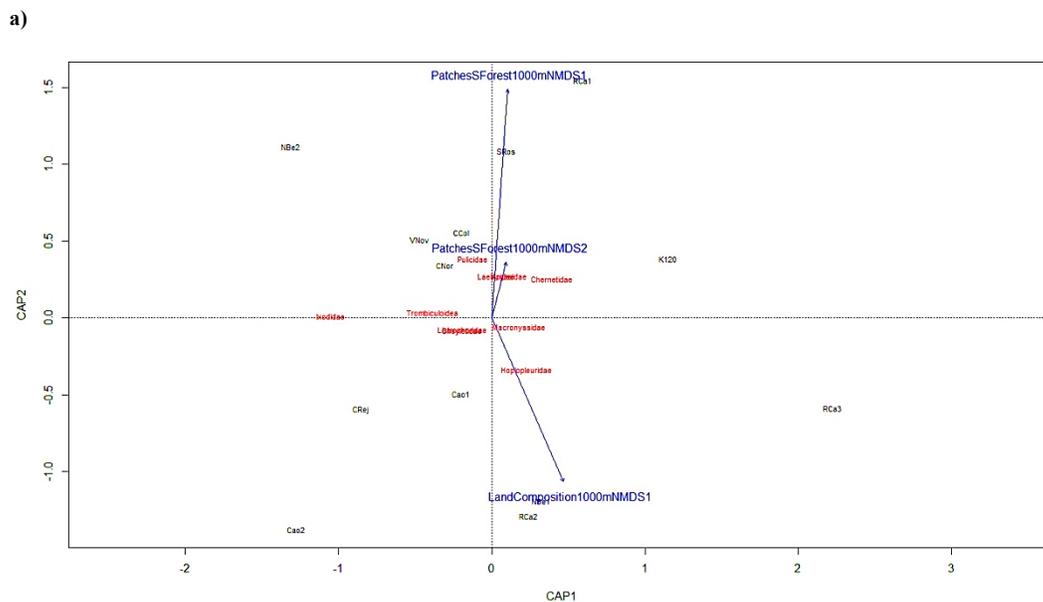
La red de interacción mostró que algunas de las familias de ectoparásitos estuvieron presentes en más de cinco especies de pequeños mamíferos mientras que otras especies como *O. fulvescens* no mostraron interacciones (Figura 4b). El roedor *H. gaumeri* presentó la mayor cantidad y variedad de interacciones, donde las proporciones más altas fueron encontradas en relación con los ácaros listrofóridos, laelápidos y trombicúlidos ( $n = >500$ ) seguidos de los piojos chupadores ( $n = >100$ ). Esta especie interactuó con garrapatas duras ( $n = >140$ ) y no presentó relaciones con garrapatas blandas y pulgas. En contraste, la rata orejuda *O. phyllotis*, mostró una mayor proporción de ácaros trombicúlidos ( $n = >500$ ) y garrapatas duras ( $n = >60$ ), presentando una menor interacción con pulgas, laelápidos y garrapatas blandas ( $n = 31, 17$  y  $9$ , respectivamente). El marsupial *M. mexicana* tuvo menores proporciones de ectoparásitos, en donde los ácaros trombicúlidos fueron los más predominantes ( $n = >30$ ) seguidos de las garrapatas duras y blandas. Por otro lado, la rata algodónera *S. toltecus* y el ratón ciervo yucateco *P. yucatanicus* mostraron una mayor interacción con ácaros trombicúlidos y garrapatas duras, mientras que *O. couesi* y *O. hatti* solo presentaron interacciones con ácaros laelápidos y garrapatas blandas, respectivamente.

### **Factores que modulan el ectoparásitismo en la comunidad de pequeños mamíferos**

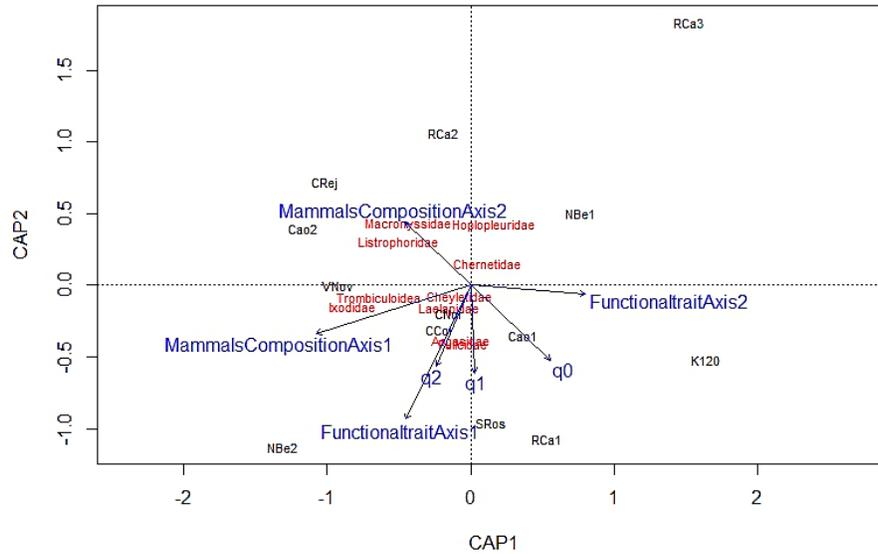
A nivel de hábitat, el análisis del dbRDA no encontró relaciones para la proporción total de todas las familias de ectoparásitos en todas las especies de estudio. No obstante, la composición del paisaje fue importante a la escala de los 1000m ( $F = 3.07$ ,  $P = 0.02$ ), en donde los piojos chupadores presentaron una mayor afinidad por sitios mayormente asociados al bosque nativo seguidos en menor medida por los macronísidos y los pseudoscorpiones (Tabla. 3). En contraste, los demás ectoparásitos y en especial las pulgas y los ácaros trombicúlidos presentaron una mayor afinidad por sitios más heterogéneos asociados a los otros tipos de coberturas (Fig. 5a). A la escala de 2000m, la configuración resultó significativa ( $F = 2.85$ ,  $P = 0.02$ ), en donde los piojos chupadores presentaron una

mayor asociación con sitios con un mayor agrupamiento de fragmentos nativos mientras que las otras familias tuvieron una mayor tendencia hacia los sitios con mayor yuxtaposición y aislamiento. Lo anterior, fue similar y marginal en la escala de los 3000m, en donde las pulgas, los ácaros trombicúlidos y laelápidos además de las garrapatas duras y blandas fueron los grupos que mayor asociación presentaron con los niveles más altos de estos índices.

En el caso de los ectoparásitos en las dos especies más frecuentes, el análisis de dbRDA mostró que en *H. gaumeri* no se encontraron relaciones significativas con el conjunto de variables del hábitat. Sin embargo, los atributos de la configuración y composición del paisaje mostraron una influencia marginal a las escalas de 1000 y 2000m ( $F = 2.06$ ,  $P = 0.08$ ;  $F = 2.20$ ,  $P = 0.06$  y  $F = 2.30$ ,  $P = 0.05$ ) en donde los piojos chupadores mantuvieron su preferencia por un mayor porcentaje y agrupamiento de los fragmentos de cobertura nativa. En contraste, los listrofóridos, trombicúlidos, laelápidos y garrapatas duras tuvieron mayor prevalencia en mayores niveles de aislamiento y yuxtaposición además de presentar una alta asociación con los demás tipos de cobertura (Apéndice 4).



b)



**Figura 5.** Ordenación de análisis de redundancia dbRDA de las familias de ectoparásitos a lo largo del gradiente de perturbación. **a)** Nivel del paisaje a 1000m y **b)** Susceptibilidad al ectoparasitismo. **Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRej); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov). **Predictores del paisaje:** Ejes de la composición “LandCompo1 y 2”, Configuración “LandConfig1 y 2” y configuración de los parches de Sfo “PatchForestConfig1 y 2”. **Familias de ectoparásitos:** Piojos chupadores: Hoptopleuridae; Ácaros: Listrophoridae, Trombiculoidea, Laelapidae, Macronyssidae, Cheyletidae; Garrapatas: Argasidae, Ixodidae, Pulgas: Pulicidae; Pseudoscorpiones: Chernetidae. **Parámetros de la comunidad de hospederos:** Ejes de la composición taxonómica de los pequeños mamíferos “TaxonomicComposition 1”, ejes de la media ponderada de atributos funcionales por sitio “Functional traits1 y 2” e índices de diversidad verdadera por medio de los números de Hill “Diversity of q0 ,1 y 2”

**Tabla 3.** Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de los pequeños mamíferos y la prevalencia de las familias de ectoparásitos ante la variación en los predictores ambientales y los parámetros de la comunidad de hospederos.

<u>Respuestas ante los predictores</u>	<u>Comunidad de pequeños mamíferos</u>		<u>Comunidad de familias de ectoparásitos</u>		
	<u>Parámetros del hospedero/ Predictores ambientales</u>		<u>Proporción total de familias de ectoparásitos</u>	<i>Heteromys gaumeri</i>	<i>Ototylomys phyllotis</i>
TaxonomicComposition1	-		<b>2.139; 0.071</b>	-	-
TaxonomicComposition2	-		0.923; 0.474	-	-
Functional traits1	-		1.117; 0.347	-	-
Functional traits2	-		0.758; 0.633	-	-
Diversity q0	-		0.420; 0.936	-	-
Diversity q1	-		0.757; 0.648	-	-
Diversity q2	-		0.865; 0.554	-	-
<u>Hábitat</u>					
VegComp1	-		-	1.499; 0.211	-
VegComp2	-		-	1.129; 0.355	-
VegStruct1	<b>2.039; 0.026</b>		-	-	<b>6.641; 0.009</b>
VegStruct2	<b>3.411; 0.001</b>		-	-	-
UnderstComp1	1.6252; 0.123		-	1.377; 0.278	-
UnderstComp2	-		-	1.337; 0.252	-
<u>Paisaje</u>					
1000m					
LandCompo1	<b>1.816; 0.072</b>		<b>3.069; 0.017</b>	1.872; 0.101	-
LandConfig1	-		-	<b>2.062; 0.079</b>	-
LandConfig2	<b>2.509; 0.005</b>		-	-	<b>6.331; 0.002</b>
PatchForestConfig1	-		0.942; 0.475	-	-
PatchForestConfig2	-		0.516; 0.842	0.720; 0.639	<b>2.210; 0.098</b>
2000m					
LandCompo1	<b>2.576; 0.012</b>		-	<b>2.209; 0.062</b>	-
LandConfig1	1.183; 0.350		<b>2.850; 0.020</b>	<b>2.306; 0.051</b>	-
LandConfig2	<b>1.723; 0.088</b>		-	-	2.143; 0.120
PatchForestConfig1	-		0.975; 0.455	-	-
PatchForestConfig2	1.004; 0.460		0.478; 0.888	-	-
3000m					
LandCompo1	<b>1.920; 0.049</b>		1.037; 0.389	0.547; 0.765	0.950; 0.459
LandCompo2	1.248; 0.321		-	1.623; 0.164	-
LandConfig1	<b>1.828; 0.079</b>		<b>1.871; 0.090</b>	<b>3.017; 0.017</b>	<b>3.323; 0.039</b>
LandConfig2	1.592; 0.127		-	1.228; 0.324	1.810; 0.185
PatchForestConfig1	-		-	<b>3.005; 0.007</b>	-

Se muestran las respuestas de la comunidad de pequeños mamíferos ante los predictores ambientales. Seguidamente se muestran las respuestas de las comunidades de familias de ectoparásitos con respecto a los predictores relacionados con la comunidad de hospederos y

las variaciones ambientales. **Parámetros de la comunidad de hospederos:** Ejes de la composición taxonómica de los pequeños mamíferos “TaxonomicComposition 1”, ejes de la media ponderada de atributos funcionales por sitio “Functional traits1 y 2” e índices de diversidad verdadera por medio de los números de Hill “Diversity of  $q_0$ , 1 y 2”. **Predictores del hábitat:** Ejes de la composición “VegComp1 y 2”, estructura “VegStruct1 y 2” y composición del sotobosque “UnderstComp1 y 2”. **Predictores del paisaje:** Ejes de la composición “LandComp1 y 2”, Configuración “LandConfig1 y 2” y configuración de los parches de SFo “PatchForestConfig1 y 2”. **Prevalencia de las familias:** número de individuos de una determinada especie de pequeños mamíferos infestado por una familia determinada de ectoparásitos dividido por el número de individuos, de esa especie, revisados. **Heteromys gaumeri:** familias encontradas sobre “*Heteromys gaumeri*”. **Ototylomys phyllotis:** familias encontradas sobre “*Ototylomys phyllotis*”. Se muestra la correlación dada por el valor pseudo F y el valor de p. Las relaciones significativas (valor de  $p \leq 0.05$ ) aparecen en negrita y las relaciones marginales ( $0.05 < \text{valor de } p \leq 0.10$ ) aparecen en negrita y cursiva.

La variación en los tipos de cobertura y la configuración de los parches del bosque semidecíduo mostraron una relación significativa en la escala de los 3000m, en donde los piojos chupadores estuvieron más asociados a una menor densidad de borde y mayor agregación de fragmentos del bosque nativo, mientras que las demás familias y en especial, los ácaros listrofóridos y macronísidos, tuvieron una mayor tendencia a una alta densidad de borde y grado de aislamiento entre estos fragmentos. La estructura de la vegetación mostró una influencia significativa para los ectoparásitos de *O. phyllotis* ( $F = 6.64$ ,  $P = <0.01$ ), en donde las pulgas, los trombicúlidos y las garrapatas blandas presentaron una mayor prevalencia en sitios con un mayor número de árboles de menor altura caracterizados por una alta cantidad de ramas mientras que las garrapatas duras presentaron una asociación con valores intermedios de estas variables. La configuración de los tipos de coberturas y de los parches del bosque semidecíduo también influyeron en la escala de los 1000m, en donde las pulgas, los trombicúlidos y las garrapatas blandas presentaron una mayor relación hacia fragmentos más yuxtapuestos con áreas más pequeñas. La configuración del paisaje mantuvo su importancia a la escala de los 3000m, en donde todos los ectoparásitos presentes en *O. phyllotis*, en especial las pulgas y los trombicúlidos mantuvieron su asociación hacia los sitios más heterogéneos y fragmentos más aislados del bosque semidecíduo (Apéndice 5).

### **Predictores del ectoparasitismo en la comunidad de pequeños mamíferos**

En cuanto a la susceptibilidad ante el ectoparasitismo, el análisis de dbRDA sólo encontró una relación marginal de la composición taxonómica ( $F = 2.13$ ,  $P = 0.07$ ), lo que indica que la identidad y la variación de la composición en las especies de hospederos es importante para la ausencia o presencia de determinadas familias de ectoparásitos, esto fue más marcado para los ácaros trombicúlidos y laelápidos, así como para las garrapatas duras y blandas (Tabla 3) (Fig. 5b).

## DISCUSIÓN

### Variación en las comunidades de pequeños mamíferos

Los pequeños mamíferos no voladores encontrados en el bosque tropical de Calakmul corresponden a 8 de las 15 especies reportadas para toda la Península de Yucatán, donde algunas especies como *Orthogeomys hispidus*, *Heteromys desmarestianus*, *Reithrodontomys gracilis*, *Oryzomys melanotis*, *Oryzomys palustris*, *Peromyscus leucopus* y el pequeño marsupial *Tlacuatzin canescens* de los estados de Campeche y Quintana Roo, no fueron capturadas (Hernández-Huerta et al., 2000; Guzmán-Soriano et al., 2013; Sosa-Escalante et al., 2013; Zaragoza-Quintana, et al., 2016). La riqueza general coincide con investigaciones sobre roedores relacionados con enfermedades zoonóticas, en donde se reportan de 4 a 7 especies incluyendo a *Mus musculus* y *Rattus rattus* en los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán (Canto-Lara et al., 1999; Hernández-Huerta et al., 2000; Cimé-Pool et al., 2007; Wynsberghe et al., 2009; Cimé-Pool et al., 2010; S. Hernández-Betancourt et al., 2012; MacSwiney et al., 2012; Torres-Cancino, 2013; Castro et al., 2018; Zaragoza-Quintana et al., 2022; Sosa-Bibiano et al., 2022). La predominancia de *H. gaumeri* y *O. phyllotis* ya ha sido documentada en la zona junto con el ratón ciervo yucateco *P. yucatanicus* (Cimé-Pool et al., 2004; Hernández-Betancourt et al., 2008; Zaragoza-Quintana et al., 2016) en donde sus capturas son comunes y varían sus dominancias con relación a diferentes variables ambientales, como la presencia de acahuals (Canul-Cruz et al., 2012; Cancino, 2013; Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2021).

La alta abundancia y dominancia de *H. gaumeri* y *O. phyllotis*, también ha sido encontrada por Hernández-Betancourt et al., (2008); Canul-Cruz et al., (2012); Cancino, (2013) y Gutiérrez-Granados y Dirzo, (2021) en las zonas de Yucatán y Calakmul. Sin embargo, otros estudios han encontrado bajas abundancias de *H. gaumeri*, por lo cual es considerada como una especie turista (Cimé-Pool et al., 2010; MacSwiney et al., 2012) e intolerante en paisajes sinántropicos o sitios perturbados (Baak-Baak et al., 2018). Las bajas abundancias de la zarigüeya mexicana *M. mexicana* coinciden con lo encontrado en bosques de Belice y Quintana Roo (Tijera y Escobedo-Cabrera, 1999; Kelly y Caro, 2003). Por otro lado, algunos estudios de mamíferos también reportan bajas abundancias de *O. fulvescens*, por lo cual se le clasifica como especie rara y poco común (Ruan-Tejeda et al., 2008). En este estudio se

capturaron dos individuos de la rata arborícola yucateca *O. hatti*, una de las especies más desconocidas en su ecología y biología de la Península de Yucatán, por tanto, con su captura en la zona de Calakmul, se incrementa a 32 su número de registros (Zaragoza-Quintana et al., 2021).

A pesar de no encontrar un patrón marcado con respecto al nivel de complejidad de la estructura de la vegetación, fue posible denotar un incremento de la riqueza en relación con los sitios que presentaron algún grado de perturbación, así como en los que estuvieron asociados al bosque secundario, lo cual puede aludir a la influencia de los estadios sucesionales de la vegetación. Este tipo de zonas son reconocidas por presentar una mayor riqueza de pequeños mamíferos (Bovendorp et al., 2019), dada su alta productividad y variación en la estructura de la vegetación, lo que incrementa el número de refugios (Cimé-Pool et al., 2007; Stevens y Tello, 2011), permite el establecimiento de las especies y con ello su coexistencia (Fonseca, 1989). Los hábitats más heterogéneos y los estadios tempranos de regeneración también ofrecen una alta proporción de biomasa (brotes de hojas y frutos) que pueden atraer a una mayor cantidad de artrópodos, lo cual puede ayudar a suplir de alimento a las especies de pequeños mamíferos circundantes en la época seca o proveer una fuente de recursos constante para las especies con poca especificidad en su dieta (Pardini et al., 2005), lo que facilita su éxito reproductivo y aumenta sus abundancias (Horvarth et al., 2001). No obstante, en este estudio también se encontró una baja diversidad de pequeños mamíferos en sitios relacionados a un menor grado de perturbación, lo cual coincide con García-Méndez et al., (2014), Morales-Díaz et al., (2019) y Tapia-Ramírez et al., (2022) en trabajos con roedores en Chiapas. Este hecho podría corresponder al estado de conservación de estas zonas ya que la presencia de una mayor proporción del bosque nativo ayuda a preservar el control top-down de los depredadores como algunas especies de felinos, aves rapaces y serpientes típicas de estos ambientes. Lo anterior contribuye al control de las abundancias de los pequeños mamíferos, ya que, su variación y diversidad también depende de la ocurrencia de otros vertebrados de mayor talla que regulen sus poblaciones (Barragán et al., 2010; Arce-Peña et al., 2019).

## **Respuesta de los pequeños mamíferos ante los predictores del hábitat**

En concordancia con la primera hipótesis, la composición de los pequeños mamíferos respondió de forma significativa ante la variación en la estructura de la vegetación, la cual es considerada como uno de los factores más importantes para la regulación de su diversidad y abundancia (Morales-Díaz et al., 2019; Thomas et al., 2022). La relevancia de este predictor radica en la variación de la disponibilidad del alimento, sitios de anidación y porcentaje de cobertura, lo cual es útil para la supervivencia y protección contra la depredación. No obstante, las especies pueden presentar diferencias en sus respuestas ante estos cambios (Thomas et al., 2022), lo cual depende de su grado de especialización y de la forma en la que usan su hábitat (Barragán et al., 2010). Lo anterior coincide con Morales-Díaz et al. (2019), en donde la estructura de la vegetación presentó una alta relación con la respuesta y composición de los roedores en la Reserva de Chamela en Chiapas.

En este estudio, las dos especies más abundantes *H. gaumeri* y *O. phyllotis* mostraron afinidad por una mayor área basal y nivel de altura en los árboles, siendo esta relación más alta y marcada para el ratón de abazones. Estas asociaciones pueden corresponder a la preferencia de estos dos roedores por bosques más conservados y maduros, ya que, a pesar de ser también capturados en hábitats más heterogéneos suelen ser más abundantes en zonas con poca perturbación, como se encontró en la zona de Felipe Carrillo Puerto en Quintana Roo para *H. gaumeri* (Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2021) y en la Reserva de Cuxtal en Yucatán para *O. phyllotis* (Hernández-Betancourt et al., 2012). El ratón endémico de abazones, ampliamente reconocido como dispersor de semillas (Hernández-Betancourt y Cime-Pool, 2010), suele preferir estratos arbóreos bien desarrollados, lo cual podría corresponder a la producción de frutos con semillas importantes en su dieta (Chapman et al., 1992), lo que contribuye a su alta densidad poblacional en estos tipos de hábitats (Cruz-Lara et al., 2004; Cimé-Pool et al., 2007; Canul-Cruz et al., 2012; Panti-May et al., 2012; Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2021). Lo anterior se corrobora en los resultados de este estudio, en donde este roedor presentó altas abundancias y una mayor dominancia en sitios poco perturbados con una mayor área basal y altura del dosel como RCa2 y RCa3 (Fig. 2a). Igualmente, la inclinación hacia una mayor altura de los árboles también podría corresponder a condiciones microclimáticas relacionadas con la temperatura (Sarmiento-Pérez et al., 2020), un parámetro de vital importancia para la ubicación de sus nidos y para el

mantenimiento de su estabilidad corporal. Este hecho sumado a su dieta principalmente granívora requiere que este roedor necesite encontrar y consumir semillas específicas que están disponibles en estos ambientes y que incluya otros alimentos como caracoles (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales) para suplementar proteínas y regular sus niveles internos de agua durante la escasez de la época seca (Hernández-Betancourt et al., 2005; Lorenzo et al., 2019). Estas asociaciones también han sido encontradas para otros heterómidos como *L. pictus* en Chamela (Morales-Díaz et al., 2019) y *H. desmarestianus* en la selva Lacandona (San-José y Arroyo-Rodríguez, 2013; Sarmiento-Pérez et al., 2020). Por otra parte, las preferencias del roedor semiarborícola *O. phyllotis* (Helm, 1975) por alturas intermedias en los árboles podrían corresponder a la inclinación que tienen los adultos (Zaragoza-Quintana et al., 2022) para movilizarse en una mayor cantidad de estrato arbóreo usando las ramas y lianas (Medellín, 1992; Pérez-Lustre y Santos-Moreno, 2010). De igual forma, su asociación con estos niveles de altura del dosel también podría responder a su habilidad para forrajear ocasionalmente en el suelo en donde construye sus nidos entre montículos de rocas (Lawlor, 1982).

Por otro lado, las especies estrictamente arborícolas como *M. mexicana* y *O. hatti* mostraron respuestas diferenciales en sus asociaciones con las variables de la estructura de la vegetación, en donde una mayor altura en los árboles fue importante para el ratón tlacuache, a diferencia de la rata yucateca, la cual mostró una mayor inclinación a sitios con un dosel más bajo y alta cantidad de ramas. El pequeño marsupial *M. mexicana* suele preferir estratos verticales más altos y mayores diámetros en los árboles que le brindan protección y un espacio óptimo para escalar y movilizarse (Zaragoza-Quintana et al., 2022) dadas sus adaptaciones morfológicas como el largo de su cola prensil. Igualmente, las especies de su género se han capturado principalmente sobre los árboles (Hannibal et al., 2019) de áreas conservadas y bosques maduros (Medellín, 1992; Klinger, 2006; Astiazarán-Azcarraga et al., 2020). Esta asociación también podría deberse a que construyen su refugio en hoyos en los árboles o reutilizan nidos de aves (Zarza et al., 2003) lo cual, sumado a su dieta principalmente insectívora (mantis religiosas, escarabajos cerambícidos y grillos tetigónidos) y al consumo ocasional de flores de palmas, huevos de aves, lagartijas y anfibios arborícolas, podría explicar su preferencia por árboles de estas características (Alonso y Medellín, 1992; Sperr et al., 2009; Acosta-Chaves et al., 2018). En contraste, *O. hatti*, mostró una inclinación

por los sitios caracterizados por un mayor número de ramas y lianas, las cuales podría utilizar para refugiarse, desplazarse y forrajear, dada su habilidad para utilizarlas junto con troncos de distintos diámetros (Zaragoza-Quintana et al., 2021). Esta especie también ha sido capturada en sitios cercanos a asentamientos humanos (MacSwiney G. et al., 2009; Panti-May et al., 2015; Zaragoza-Quintana et al., 2021), por lo cual, se piensa que podría presentar algún nivel de tolerancia ante hábitats con un determinado grado de perturbación. No obstante, su ecología aún es desconocida y es necesario implementar más estudios para conocer información más detallada sobre su respuesta ante los cambios en la estructura de la vegetación.

Una situación similar ocurrió con las especies semiarborícolas y oportunistas, *P. yucatanicus* (Hernández-Betancourt et al., 2012) y el ratón colilargo *O. fulvescens* (Rivas y Linares, 2019), las cuales presentaron asociaciones por sitios más simplificados en términos de la estructura de la vegetación con un mayor número de árboles de menor altura y un alto número de ramas como K120 y CCol además de niveles elevados de cobertura del mantillo como Vnov y NBe2. La inclinación por estas características en el mantillo podría corresponder a una protección contra la depredación (MacSwiney et al., 2012), mientras que la preferencia por árboles con estas características puede deberse a la ubicación de sus refugios en agujeros pequeños sobre árboles de menor altura (Sauthier et al., 2010; Hu y Hoekstra, 2017; Maroli et al., 2020) y al uso ocasional del estrato arbóreo para el forrajeo (Salazar-Bravo et al., 2004; Klein y Cameron, 2012; MacSwiney et al., 2012; Zaragoza-Quintana et al., 2022). Lo anterior se ha corroborado con la captura de *P. yucatanicus* en diámetros de alrededor de 20cm sobre la especie de árbol *Bursera simaruba* (presente en los sitios de estudio) (MacSwiney et al., 2012).

Por otra parte, los roedores generalistas *S. toltecus* y *O. couesi* (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997) predominaron en sitios con altos niveles de profundidad del mantillo, una mayor cantidad de herbáceas y densidad del sotobosque, así como una menor área basal en los árboles, lo cual concuerda con San-José y Arroyo-Rodríguez, (2013) y con Morales-Díaz et al., (2019) para otras especies del género *Sigmodon*. La preferencia por una mayor profundidad del mantillo puede relacionarse a su uso como barrera contra las altas temperaturas y como protección para las crías, dado que los nidos de estas especies

corresponden a cavidades rellenas de pastos y gramíneas ubicadas sobre el suelo bajo restos de este tipo de materia orgánica (Shump, 1978; Martínez-Gallardo y Sanchez-Cordero, 1997). Este uso del mantillo por parte de estas especies también se constató en el comportamiento parental de *S. hispidus* en un bosque seco de Colombia (Cortes-Suárez, 2020). Adicionalmente, la ocurrencia de estos dos roedores es asociada comúnmente a zonas con una mayor densidad de herbáceas y una menor cobertura del dosel, lo cual, les ofrece una mayor cobertura de escape (Howe y Davlantes, 2017) y a zonas transformadas, sitios inundados y zonas de borde, en donde suelen ser más abundantes (Fuentes-Montemayor et al., 2009; Umetsu y Pardini, 2007). Lo anterior también puede corresponder a su dieta omnívora, la cual puede incluir hojas, raíces, frutos, hongos, insectos, huevos de aves y caracoles (Kincaid y Cameron, 1985; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997) además de algunos pastos (monocotiledóneas) y partes de árboles (dicotiledóneas) (Peña-Ramos et al., 2009; Guzmán et al., 2021). Esto les permite aprovechar más eficazmente la cantidad de recursos disponibles para suplir sus necesidades alimenticias (Cruz-Lara et al., 2004; San-José et al., 2014; Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2021) en hábitats más simplificados en términos de la estructura de la vegetación como bosques secundarios, campos de cultivo, matorrales espinosos y manglares (Del Campo et al., 2022).

### **Respuestas de los pequeños mamíferos ante los predictores del paisaje**

En contraste a la primera hipótesis, la composición y configuración del paisaje reflejada en el porcentaje de los diferentes tipos de cobertura, y el grado de dispersión y yuxtaposición entre los fragmentos del bosque nativo también fueron significativos para la comunidad de pequeños mamíferos (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2009). Las propiedades del paisaje, tales como el grado de aislamiento, el tamaño, la calidad y la agregación de los fragmentos pueden determinar las abundancias y la distribución de algunos mamíferos. Lo anterior alude a la variación que se origina en el microhábitat, lo que modifica la respuesta y el movimiento de las especies a lo largo de matrices antrópicas (Peles et al., 1999). Este predictor también modula las tasas de dispersión, ya que los fragmentos más grandes y las áreas de borde más pequeñas, representan una mayor posibilidad de intercambio genético y fluctuación de individuos para algunas especies (Nikolić et al., 2019), lo cual depende de las diferencias en sus estrategias de vida (Wolff, 1999). Este hecho se constata con otros estudios de roedores presentes en Oaxaca (Barragán et al., 2010) y en Jalisco, en los Llanos de Ojuelos (Riojas-

López y Luévano, 2018) y en la Reserva de Chamela, en donde este grupo respondió significativamente a los niveles de cobertura del bosque ripario y su nivel de conectividad (Morales-Díaz et al., 2019).

En este sentido, las especies más abundantes del estudio mostraron afinidad por altos porcentajes del bosque semideciduo y bajos niveles de yuxtaposición entre sus fragmentos a escalas de 1000, 2000 y 3000m, siendo esta preferencia más marcada para *H. gaumeri*. Estas inclinaciones podrían corresponder a su adaptación para moverse y forrajear a través de bosques maduros y continuos (Wolff, 1999), en donde la presencia de mosaicos heterogéneos podría representar una barrera física (Fahrig y Merriam, 1985; Wolff, 1999) que las lleve a concentrarse en pequeños remanentes de la vegetación original rodeados por matrices antrópicas que pueden aprovechar parcialmente (Peles et al., 1999). Lo anterior se constató en este estudio con la captura de algunos individuos de estas especies en sitios con altos niveles de yuxtaposición como SRos y Ccol, lo cual también fue encontrado en un estudio realizado por Arce-Peña et al. (2019), en donde *H. desmarestianus* fue más abundante a lo largo de paisajes transformados y altos porcentajes de áreas abiertas. Asimismo, la marcada afinidad de *H. gaumeri* por sitios con altos porcentajes del bosque nativo podría corresponder a la ocurrencia de los árboles que dispersa, como el sapote *P. campechiana* (Sapotaceae) (presente en el área de estudio), el cual puede tener un menor reclutamiento en hábitats fragmentados y discontinuos (Gutiérrez-Granados, 2011). Una situación similar podría ocurrir con otros árboles muy utilizados en el área como *Brosimum aliscatrum* (Moraceae) y *Manilkara zapota* (Sapotaceae) (presentes en los sitios de estudio), las cuales también podrían ser dispersadas por esta especie (Gutiérrez-Granados, 2011; Gutiérrez-Granados y Dirzo, 2021), ya que sus semillas han sido encontradas en los abazones y trampas de *H. gaumeri* en este estudio y en otro estudio realizado en Calakmul (Canul-Cruz et al., 2012). De igual forma, el comportamiento reproductivo de *H. gaumeri* (Hernández-Betancourt et al., 2003) puede requerir una mayor continuidad en el paisaje, ya que los machos recorren largas distancias para encontrar pareja (Cimé-Pool et al., 2004), mientras que las hembras establecen sus rangos hogareños en sitios donde encuentran una estabilidad microclimática y una alta disponibilidad de recursos para sus crías (Cimé-Pool et al. 2004), como se ha documentado para *H. desmarestianus* (Greenwood, 1980; Quintero y Sánchez-Cordero, 1989; Wolff, 1999; Arroyo-Rodríguez, 2013; Otero-Jiménez et al., 2017). Por otro lado, la

preferencia de *O. phyllotis* hacia un menor valor de yuxtaposición entre los fragmentos y a una mayor agregación del bosque semidecíduo coincide con lo encontrado para esta especie en la selva la Lacandona, en donde presentó una relación positiva con el número de fragmentos de la vegetación original (San-José y Arroyo-Rodríguez, 2013). La afinidad de este roedor por sitios más continuos puede deberse al pequeño tamaño de su área de acción ya que suele tener un bajo rango de dispersión y mantener microhábitats pequeños caracterizados por la presencia de suelo rocoso y árboles caídos para construir sus madrigueras (Sáenz, 1999). Lo anterior, se constata con otro estudio en Belice, el cual encontró una mayor asociación de esta especie hacia los parches principalmente relacionados a sus preferencias de hábitat como el porcentaje de troncos caídos (Klinger, 2006).

En el caso de los pequeños mamíferos de hábitos arborícolas, el pequeño marsupial *M. mexicana* también presentó una asociación más marcada con bajos niveles de yuxtaposición mientras que *O. hatti* tuvo una mayor afinidad por niveles más altos de este índice. La respuesta del ratón tlacuache puede corresponder a sus marcados hábitos arborícolas y por ende a una menor capacidad de colonizar hábitats muy fragmentados y discontinuos (Laurance, 1995). Adicionalmente, su asociación en este estudio con fragmentos más agrupados y una menor yuxtaposición del bosque nativo también puede relacionarse con su preferencia para moverse en una mayor continuidad del dosel, como se ha demostrado para *M. paraguayana* en Brasil (Honorato et al., 2019), en donde los individuos de este género se movieron más entre los fragmentos presentes dentro de su rango de dispersión evitando cruzar por las matrices heterogéneas. Lo anterior también se ha comprobado con las capturas de esta especie en parches de bosque intacto en Belice y en otras especies del género en fragmentos grandes de bosques más estructurados en Brasil, como *M. demerarae* (Klinger, 2006; Falcão y Montes, 2019). No obstante, en el caso de la rata yucateca, es necesario aumentar la cantidad de estudios sobre su ecología para determinar su respuesta ante paisajes discontinuos y yuxtapuestos.

Por otra parte, los roedores generalistas *S. toltecus*, *O. fulvescens* y *P. yucatanicus* mostraron afinidad por un mayor porcentaje de zonas de agricultura (más marcado en la rata arrocera) y altos niveles de yuxtaposición del bosque nativo, lo cual coincide con lo encontrado por otros autores, como Cimé-Pool et al., (2010) en bosques al noreste de Yucatán. Las ratas

algodoneras se caracterizan por su gran adaptación en ambientes transformados y zonas de cultivo, en donde son dominantes y consideradas una plaga para el cultivo de la caña de azúcar y otros tipos de vegetales (Horvarth et al., 2001; Lehtonen et al., 2001). Estas ratas pueden expandir sus rangos hogareños fácilmente y los machos pueden moverse hasta 400m a través de matrices abiertas (Bowne et al., 1999; Mabry y Barrett, 2002) como se ha documentado para *S. hispidus* en Norteamérica y en *S. toltecus* en pastizales en la región de los Tuxtlas (Bowne et al., 1999; Howe y Davlantes, 2017). Adicionalmente, estas ratas pueden establecer sus refugios en fragmentos yuxtapuestos, lo que les provee una mayor disponibilidad de recursos para sobrevivir, dada su plasticidad para utilizar diferentes tipos de parches y corredores. Una situación similar ocurre con el ratón *P. yucatanicus*, el cual también puede incrementar sus movimientos en matrices antrópicas y usar una porción significativa del paisaje para construir sus madrigueras, como se ha encontrado para *P. leocopus* (Wegner y Merriam, 1990; Peles et al., 1999), la cual presentó afinidad por fragmentos aislados estando ausente en hábitats continuos de bosque nativo (Reid, 2009; San-José y Arroyo-Rodríguez, 2013). Este hecho permite que estos roedores sean reconocidos como colonizadores exitosos en áreas fragmentadas (Tapia-Ramírez et al., 2022) dada su capacidad de mantener el flujo genético de sus poblaciones entre parches aislados (Wolff, 1999; Peles et al., 1999). Lo anterior se corrobora con un estudio realizado por Rodríguez, (2016) en Campeche, en donde *P. yucatanicus* respondió positivamente al número de fragmentos mientras que *S. toltecus* y *O. couesi* presentaron afinidad por un alto nivel de adyacencia entre los parches de diferentes tipos de cobertura. Estas preferencias a nivel del paisaje junto con las encontradas para *O. fulvescens* también podrían indicar su baja dependencia (Rodríguez, 2016) a los corredores del bosque semidecíduo y su flexibilidad para usar distintos tipos de refugios en hábitats más heterogéneos (Peles et al., 1999), lo cual coincide con la captura de estas especies en sitios relacionados con cultivos de maíz, acahuales y otros estadios de regeneración en este estudio.

### **Respuestas de los atributos funcionales de los pequeños mamíferos**

A nivel del hábitat, la composición de la vegetación influyó de forma significativa en la respuesta de los atributos funcionales relacionados con la alimentación como el gremio granívoro, la amplitud del arco cigomático y la masa corporal de los pequeños mamíferos. De forma general, este grupo se caracteriza por presentar una alta diversidad en la variación

morfológica de su aparato masticatorio (Samuels, 2009) dada por la inclusión de distintos tipos de alimento. Esto se ve reflejado en adaptaciones específicas en sus incisivos, molares, mandíbula y la amplitud de sus arcos cigomáticos, lo que a su vez se relaciona con la inserción de los diferentes componentes del músculo masetero (Edmonds, 2017). Este músculo consta de tres capas ancladas en diferentes puntos del arco cigomático y es reconocido por su función al coordinar el cierre de la mandíbula y ejercer fuerza para la mordida. Asimismo, permite una mayor eficiencia en el agarre de los alimentos por parte de los incisivos (Jones y Law, 2018), motivo por el cual, se considera como una de las regiones con mayor estrés mecánico del cráneo de los mamíferos (Cox et al., 2012). En este sentido, la identidad y la presencia de las diferentes especies de árboles, así como las características específicas en las hojas, frutos y demás partes de las plantas que formen parte de la dieta de cada especie pueden determinar la variación de las características masticatorias (Miljutin, 2008).

Las especies granívoras deben realizar la fragmentación de las semillas, la cual depende de la dureza y el grosor de la cáscara, así como de la presencia de fibras difíciles de fracturar (Edmonds, 2017), por lo cual presentan incisivos y arcos cigomáticos más anchos (Miljutin y Lehtonen, 2008), en comparación a los insectívoros, que tienen arcos cigomáticos delgados con estructuras del músculo masetero más simplificadas (Maestri et al., 2016; Potapova, 2020). Estas características les ayudan a masticar repetidamente para romper frutos fibrosos o morder hojas más duras en el caso de las especies herbívoras/granívoras (Samuels, 2009). Lo anterior podría ser importante en el caso de las semillas y frutos producidas por algunas de las especies de árboles de los sitios de estudio, como *Bursera simaruba* (Burseraceae) o *Pouteria campechiana* (Sapotaceae), las cuales se relacionan con los granívoros del estudio *H. gaumeri* y *P. yucatanicus* (Canul-Cruz et al., 2012). La influencia de la variación en identidad de la vegetación también se encontró en la Reserva de Chamela, en donde la ocurrencia y condición corporal de *L. pictus* presentó una alta relación con este predictor además de una gran similitud con las preferencias de *H. gaumeri* en este estudio (Morales-Díaz et al., 2019). Por otro lado, la masa corporal presentó una asociación marginal con la composición de la vegetación, lo cual puede aludir a la disponibilidad de recursos alimenticios y al suplemento de los requerimientos energéticos por parte de los roedores. Este atributo morfológico también podría estar relacionado con la fuerza de la mordida, como se

ha demostrado en parte para algunas especies de cricétidos que son granívoros (Freeman y Lemen, 2008). Lo anterior se encontró para *H. desmarestianus*, ya que la cantidad de lípidos en las semillas que consume le ofrecen energía, lo que le ayuda a mantener y acumular grasa y alcanzar una mayor masa corporal. Este hecho podría estar más marcado en hembras, las cuales requieren de una mayor disponibilidad de alimento por la demanda energética de la gestación y la lactancia de las crías (Cervantes y Brito, 2010).

A la escala de 1000m, la composición y configuración del paisaje también influyeron sobre la respuesta del gremio granívoro y la amplitud del arco cigomático, por lo cual, la variación en los tipos de cobertura y las propiedades del fragmento son importantes para determinar o afectar la permanencia de las especies de árboles que son importantes para los granívoros como *H. gaumeri*. Otros rasgos como los hábitos terrestres y la longitud de la pata resultaron marginales, lo cual podría estar relacionado con el nivel de movilidad y tolerancia ante los cambios en su ambiente (Nakagawa et al., 2006), ya que las extremidades anteriores y posteriores de los pequeños mamíferos pueden presentar diversas adaptaciones relacionadas con el uso del hábitat y el tipo de locomoción. En este sentido, las especies principalmente terrestres caracterizadas por ocupar zonas densas de bosque pueden presentar patas con una mayor longitud de la superficie plantar además de dedos alargados y garras cortas, lo cual les permite una mayor estabilidad y apoyo para movilizarse a través de estas (Rivas y Linares, 2006, Rodríguez, 2018). Lo anterior podría incrementar la velocidad y favorecer el escape si las especies tienen algún comportamiento saltatorial como *H. gaumeri* (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales). Por consiguiente, la continuidad del bosque semideciduo y su predominancia podrían favorecer a las especies del estudio con mayores largos de pata, lo cual correspondería al éxito que algunos roedores como el ratón de abazones pueden presentar en estos tipos de hábitats, ya que esta fue la especie que presentó la longitud de pata más larga de 33.4mm en promedio para ambos sexos (Apéndice 1).

La composición del paisaje mantuvo su importancia en la escala de los 3000m, presentando una relación marginal con los rasgos morfológicos de la longitud total y el largo de la cola. Estos resultados indican que la presencia del bosque semideciduo favorece la ocurrencia de especies con colas más largas, como *H. gaumeri* y *M. mexicana* (Apéndice 1), lo cual podría responder a la presencia de un espacio óptimo para su movimiento en ambientes conservados.

De igual forma, en el caso del ratón de abazones, la disponibilidad de semillas y la eficiencia con la que los roedores heterómidos las cosechan podría repercutir en ganancias nutrimentales (Price y Heinz, 1984) que favorecerían un mayor tamaño corporal y una mayor longitud de cola. Igualmente, algunas propiedades de esta extremidad como el tono bicolor y el movimiento al correr podrían representar una ventaja ante un depredador, ya que su color puede provocar una distracción en el escape mientras que su meneo puede ayudar a adquirir una mayor velocidad (Taraborelli et al., 2003). Lo anterior sumado a los saltos desplegados por *H. gaumeri* (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales) podría favorecer su supervivencia en este tipo de ambientes caracterizados por un mayor número de depredadores, como ciertos tipos de felinos (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales). Asimismo, algunos elementos de la dieta de *M. mexicana* (Alonso-Mejía y Medellín, 1992) como escarabajos y la ingesta ocasional de huevos de aves o lagartijas arborícolas (Voss, 2013) podrían responder a su asociación con zonas más conservadas, lo cual se podría ver aún más favorecido por la longitud de su cola y la estabilidad muscular que esta le brinda para movilizarse sobre el estrato arbóreo y sujetarse o balancearse sobre las ramas.

Por otro lado, los tipos de cobertura más transformados como las zonas de cultivo presentaron una asociación negativa con el largo de esta extremidad, lo cual podría implicar la presencia de especies más pequeñas o colas más cortas. Esto puede responder a la exposición y vulnerabilidad que podrían enfrentar en este tipo de ambientes, ya que las colas de los roedores pueden representar una mayor sensibilidad ante la depredación y desprenderse por causa de la competencia y el estrés (Wolf y Salazar-Bravo, 2008). Por otra parte, la longitud total presentó una tendencia positiva con la presencia del bosque secundario, lo cual implicaría que este tipo de cobertura junto con el bosque nativo podrían favorecer la ocurrencia de especies con longitudes totales más grandes. Estos bosques pueden ofrecer una alta productividad de recursos alimenticios y hábitats para muchas especies (FAO, 2003; Chazdon et al., 2009; McShea et al., 2009), las cuales pueden presentar longitudes mayores por el aporte nutricional de una alta oferta alimenticia o por el suplemento de estos recursos en períodos de escasez.

### **Variación en las comunidades de ectoparásitos a lo largo del gradiente**

La ordenación NMDS permitió identificar que sitios relacionados a altos niveles de cobertura del mantillo y área de planta como Cao2 y CRej, presentaron prevalencias similares de ácaros trombicúlidos y garrapatas duras, lo cual puede corresponder a niveles óptimos de humedad y la temperatura que permiten la subsistencia de sus larvas y ninfas (Klein et al., 2018; Liljesthröm y Lareschi, 2018). Por otro lado, algunos sitios relacionados a mayores profundidades del mantillo y número de ramas mostraron prevalencias similares de ácaros laelápidos y pulgas. Este hecho podría corresponder a que los microhábitats caracterizados por un mayor porcentaje y profundidad del mantillo son uno de los puntos más importantes para la reproducción de los ácaros laelápidos (Fuentes et al., 2008), en donde el mantillo actúa como una barrera física que evita la desecación (Durdén et al., 2004). Lo anterior también podría responder a la disponibilidad de hospederos con refugios en el suelo o sobre árboles de menor altura y por ende a la cantidad de recursos alimenticios, como secreciones glandulares y escamas de piel muertas de las crías de pequeños mamíferos (Balashov et al., 2007). Asimismo, la prevalencia de las pulgas en estos sitios también podría obedecer al número de hospederos con colonias subterráneas (Butler, 2019), ya que estos sitios representan centros importantes para subirse a un hospedero y para el desarrollo de sus larvas y pupas (Medvedev y Krasnov, 2006). Lo anterior se ha constatado en estudios que han encontrado que la abundancia de estos ectoparásitos presenta una relación negativa con la cobertura del dosel (Goldberg et al., 2020)

### **Interacción pequeño mamífero - ectoparásito**

El ratón de abazones presentó la composición de familias de ectoparásitos más diversa, lo cual puede corresponder a sus hábitos terrestres, lo que incrementa la posibilidad de adquirir diferentes tipos de ectoparásitos en el suelo y el mantillo, como se ha reportado en otras especies de heterómidos como *Lyomis pictus* (Gómez-Rodríguez et al., 2015). De igual forma, el comportamiento de territorialidad (Hernández-Betancourt et al., 2003) de este roedor podría contribuir a esta diversidad, ya que el solapamiento entre territorios incrementa la competencia y favorece el intercambio de ectoparásitos por medio del contacto directo (Hamidi y Bueno-Marí, 2021). Por otro lado, la interacción con ácaros listrofóridos solo fue encontrada en *H. gaumeri*; sin embargo, a nuestro conocimiento, esta interacción no

ha sido reportada para esta especie. La ocurrencia de estos ácaros podría estar relacionada con características específicas de los pelos de este roedor, como la densidad, el diámetro y extensión, lo cual podría representar una mayor susceptibilidad hacia la infestación de esta familia de ectoparásitos, como se ha documentado en conejos (Kirban et al., 1998). Este hecho se evidenció al observar un alto agrupamiento de listrofóridos sobre la parte dorsal y posterior del cuerpo de *H. gaumeri* en este estudio (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales). Por otro lado, en cuanto a la interacción de esta especie con ácaros laelápidos ya se han documentado algunas especies de los géneros *Androlaelaps*, *Eubrachylaelaps* y *Steptolaelaps* (Genoways, 1973; Quintero et al., 2001; Baak-Baak et al., 2018), junto con trombicúlidos de los géneros *Ectonyx*, *Leptotrombidium* y *Odontacarus* entre otros (Quintero et al., 2001; Light et al., 2020). En el caso de las garrapatas duras y los piojos, se han reportado individuos de los géneros *Ixodes* y *Amblyomma* junto con una especie de piojo de la familia Polyplacidae, mientras que algunas pulgas del género *Pulex* han sido registradas en otras especies de *Heteromys* (Light et al., 2020).

Los ectoparásitos encontrados sobre *O. phyllotis*, coinciden con Light et al. (2020) y Barriga, (2021), quienes reportan ácaros trombicúlidos de los géneros *Euschogastoides*, *Eutrombicula*, *Leptotrombidium* y *Cordiseta* junto con garrapatas duras de los géneros *Ixodes* y *Amblyomma*. Por otro lado, las interacciones de la rata orejuda con garrapatas blandas han sido poco frecuentes, con un solo registro del género *Ornithodoros* (Lawlor, 1969). En el caso de los otros ectoparásitos, se han reportado ácaros laelápidos del género *Steptolaelaps* (Barriga, 2021) junto con pulgas de la familia Rhopalopsyllidae del género *Polygenis* (Light et al., 2020). Con respecto a los ectoparásitos encontrados sobre el ratón ciervo yucateco, *P. yucatanicus*, las interacciones más frecuentes de este estudio con ácaros trombicúlidos coinciden con la literatura, en donde se reportan varias especies de los géneros *Hoffmannina*, *Cordiseta*, *Parasecia* y *Speleocola* (Light et al., 2020). Asimismo, la presencia de garrapatas y pulgas en este estudio sobre este roedor coinciden con reportes de garrapata duras de los géneros *Amblyomma* e *Ixodes* (Guzmán-Cornejo et al., 2016) y la especie de pulga *Ctenocephalides felis* (Peniche-Lara et al., 2015) de la familia Pulicidae. Por otra parte, las familias aquí encontradas sobre *S. toltecus* coinciden con la literatura, como en el caso de garrapatas duras y trombicúlidos de los géneros *Eutrombicula* y *Leptotrombidium*. Igualmente, para la rata algodónera, también se han reportado especies de ácaros laelápidos,

como *A. fahrenheiti* y *E. circularis* junto con pulgas de las familias Rhopalopsyllidae del género *Polygenys* además de piojos chupadores de la familia Hoplopleuridae del género *Hoplopleura* (Light et al., 2020; Barriga, 2021).

Con respecto a las especies poco frecuentes, para la rata semiacuática *O. couesi* se han encontrado garrapatas duras de los géneros *Ixodes* y *Amblyomma* al igual que ácaros laelápidos, macronísidos y trombicúlidos, lo cual coincide con los resultados de este estudio (Estébanes-González, et al., 2011). En este trabajo no se encontraron ectoparásitos sobre *O. fulvescens*, sin embargo, otros autores reportan ácaros laelápidos y listrofóridos, como *Gigantolaelaps boneti* y *Prolistophorus frontalis* respectivamente junto con pulgas y piojos de las familias Ceratophyllidae y Hoplopleuridae (Light et al., 2020). Por otro lado, los registros de ectoparásitos para el ratón tlacuache son escasos, ya que solo se han encontrado tres especies, como la garrapata dura *Ixodes luciae* y los trombicúlidos *Eutrombicula goeldii* y *P. bulbiera* (Alonso-Mejía y Medellín, 1992; Guzmán-Cornejo et al., 2012). Sin embargo, a nuestro conocimiento, otras de las interacciones aquí encontradas para *M. mexicana*, con ácaros laelápidos, ácaros macronísidos y garrapatas blandas no han sido registradas todavía y corresponderían a registros nuevos. Una situación similar ocurre con *O. hatti*, quien presentó interacciones con este último grupo de garrapatas en este estudio, lo cual es novedoso, ya que para esta especie solo se ha documentado al trombiculido *E. alfreddugesi*.

### **Respuesta de las familias de ectoparásitos ante los predictores ambientales**

No se encontraron relaciones significativas en cuanto a la proporción general de todas las familias de ectoparásitos en todas las especies y los predictores del hábitat, lo cual puede aludir a la importancia de una identificación taxonómica más fina. Este hecho permitiría establecer una relación mayor con otras variables microclimáticas, como la humedad relativa o la temperatura del suelo, las cuales pueden resultar mayormente influyentes en la variación general de algunos grupos de ectoparásitos como los ácaros, las garrapatas y las pulgas (Balashov et al., 2007; Klein et al., 2018). Sin embargo, los atributos relacionados con la composición y configuración del paisaje resultaron altamente significativos, lo cual demuestra el efecto que la distribución geográfica y la densidad de los hospederos tienen sobre la riqueza de los ectoparásitos (Morand et al., 2006). Estos predictores también podrían

reflejar el nivel de dependencia que estos artrópodos pueden tener hacia uno o más hospederos, así como su temporalidad sobre los mismos.

Por ejemplo, algunos de los ectoparásitos permanentes, como los piojos chupadores presentaron una alta afinidad por sitios continuos con una mayor predominancia del bosque nativo, lo cual puede estar relacionado con las preferencias de su hospedero principal *H. gaumeri*. Los piojos chupadores son parásitos obligados altamente específicos que están mayormente presentes en mamíferos euterios ocupando el 20% de todas las especies de este grupo (Light et al., 2010). La mayoría de las especies de estos ectoparásitos parasitan a 12 de los 29 órdenes de mamíferos reconocidos, con especies que pueden estar presentes en solo una o en tres especies de hospederos emparentados. Este grupo puede presentar asociaciones específicas con varios grupos de roedores como ardillas, ratones y conejos, estando ausente en otros mamíferos pequeños como paucituberculados, marsupiales didelfidos y murciélagos (Light et al., 2010; Kim, 2016). Los piojos chupadores mantienen bajas densidades poblacionales sobre sus hospederos en donde desarrollan todo su ciclo de vida, motivo por el cual dependen completamente de sus aspectos ecológicos, como se ha documentado para el género de piojos *Fahrenholzia* en roedores heterómidos (Kim, 2006; Light et al., 2008; Fernandes et al., 2015). Su transmisión ocurre a través del contacto directo (Durden, 1983), el cual podría verse favorecido por el sistema polígamo y promiscuo (Fernández et al., 2015) de *H. gaumeri*, sobretudo en los machos, los cuales recorren altas distancias para dispersarse y reproducirse (Cimé-Pool et al., 2004; Fernandes et al., 2015). La transferencia de los piojos también ocurre a través del contacto de la madre con sus crías (Durden, 2019), lo cual, podría ser más viable en ambientes conservados por el éxito de *H. gaumeri* en estos sitios y facilitaría el cuidado parental (Dowler y Genoways, 1978), ofreciendo una mayor disponibilidad de nidos en el suelo (Witt, 2001). Por consiguiente, si este roedor es exitoso ecológicamente y dominante en sitios con poca perturbación, la transmisión de los piojos se mantiene por la disponibilidad de hospederos en estas zonas. Adicionalmente, los ectoparásitos permanentes también pueden verse influenciados por las distancias entre las poblaciones de hospederos, lo que determina su intercambio con otros individuos y garantiza la colonización de nuevos ambientes (López-Pérez et al., 2022). Por tanto, las preferencias del ratón de abazones por una mayor continuidad de los fragmentos del bosque nativo a distintas escalas, podría favorecer la transmisión de los piojos por la densidad de individuos.

No obstante, en ambientes muy perturbados el éxito de los piojos podría estar en riesgo, dada la pérdida o poca ocurrencia de sus hospederos específicos (Kim 2006), lo cual se ha corroborado en otros estudios, en donde la abundancia de los piojos respondió de forma negativa ante el nivel de fragmentación (Kiene et al., 2020).

Otros de los ectoparásitos permanentes, como los ácaros listrofóridos, presentaron una menor asociación por mayores porcentajes del bosque semidecíduo y una mayor tendencia a sitios interpuestos con otros tipos de cobertura. Estos ácaros también desarrollan todo su ciclo de vida sobre el pelaje de sus hospederos (Fain y Hyland, 1985) alimentándose de sustancias lipídicas de los folículos capilares (Harris et al., 2009). La especificidad de este grupo es relativa, ya que un mismo género puede estar presente en dos o tres familias de hospederos del mismo orden. La ecología de los ácaros listrofóridos no es muy conocida, por lo cual no hay literatura que indique su respuesta ante las variaciones de su entorno. En este estudio estos ectoparásitos solo se encontraron sobre *H. gaumeri*, lo cual podría indicar que la baja densidad poblacional de este roedor en sitios heterogéneos podría favorecer sus altas abundancias sobre los individuos en estas zonas (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales). Lo anterior podría deberse a que un menor número de individuos podría disminuir la tasa de acicalamiento (*grooming*), lo cual puede incrementar los niveles de infestación y distribución de estos ectoparásitos a lo largo del cuerpo de los individuos (Maaz et al., 2018). Otra posibilidad podría corresponder a los niveles de estrés que estos roedores suelen presentar por la ausencia de semillas específicas en estos ambientes, lo que disminuye su defensa inmunológica (Bartolomucci, 2007) y facilita la ocurrencia de ectoparásitos (López-Pérez et al., 2022). Las consecuencias del estrés podrían afectar principalmente a los machos, ya que tendrían que desplazarse mayores distancias para buscar pareja, dada la poca disponibilidad de hembras por el impacto de la fragmentación, incrementando la susceptibilidad a ser parasitados (Klein et al., 2018). No obstante, estas hipótesis necesitan ser comprobadas mediante el estudio de la actividad inmunológica de esta especie además de más investigaciones sobre la transmisión y ecología de los ácaros listrofóridos.

En el caso de los ectoparásitos temporales, las preferencias de las pulgas, los ácaros trombicúlidos y las garrapatas por sitios con altos niveles de yuxtaposición y aislamiento en coberturas más transformadas podría atribuirse a la disponibilidad y variedad de hospederos

(Shilereyo et al., 2022). Algunas especies de pulgas pueden alimentarse de más de un hospedero durante su ciclo de vida, (Cruz et al., 2012) pues al ser intermitentes y oportunistas, pueden subir, bajar y cambiar de hospedero fácilmente (inclusive si son específicas) (Medvedev y Krasnov 2006), lo cual les permite presentar un amplio espectro (Krasnov, et al., 2006) compuesto por diferentes taxones (Krasnov et al., 2004). Estos ectoparásitos pueden habitar en el pelaje o en los nidos (Krasnov et al., 2002), lo cual les permite explotar especies ecológicamente similares cuando los refugios son reutilizados (Morand et al., 2006). De igual forma, las prevalencias de las pulgas también pueden depender de las densidades de las especies que utilizan (Pérez-López et al., 2022) mientras que su abundancia y riqueza puede aumentar en parches más pequeños y aislados. Este hecho podría explicar su alta prevalencia en coberturas más transformadas y su ausencia total en zonas con poco grado de perturbación en los hallazgos de este estudio (Krasnov et al., 2002; Friggens y Beier, 2010). Lo anterior puede estar sumado a que las especies de pulgas oportunistas presentan una mayor dependencia por los tipos de hábitats en donde puedan explotar a un mayor número de hospederos que sean similares ecológicamente, lo cual podría explicar las asociaciones de estos ectoparásitos a nivel del paisaje dada la diversidad de especies de hospederos que se pueden acumular en fragmentos rodeados por una matriz antrópica. Esto permitiría que puedan parasitar a otros mamíferos nativos o domésticos de mayor talla además de otro tipo de roedores invasores como *M. musculus*. De igual forma, algunas de las condiciones de estos ambientes como troncos caídos, matorrales y arbustos les podrían ofrecer entornos cálidos en los nidos o mayores niveles de humedad en el suelo favoreciendo su supervivencia (Durdin y Hinkle, 2019).

Una situación similar ocurre con otros ectoparásitos temporales como los ácaros trombicúlidos y las garrapatas, los cuales presentaron interacciones con la mayoría de las especies de pequeños mamíferos en todo el gradiente siendo más prevalentes en los sitios más transformados. Los ácaros de la super familia Trombiculoidea presentan un solo estadio parásito larval (Klein et al., 2018), que se ancla por medio de sus quelíceros (Roberts et al., 2013) a la cabeza y a las orejas del hospedero (Nilsson y Nilsson, 1981). La alta prevalencia de esta familia en sitios más yuxtapuestos y fragmentos aislados del bosque nativo podría deberse a varios factores, como, por ejemplo, a la alta capacidad de las larvas para parasitar y formar grandes agregaciones en individuos ya parasitados, lo cual se evidenció en algunas

especies como *H. gaumeri* y *S. toltecus* en este estudio (Daniela Rodríguez Avila, observaciones personales) (Walter y Proctor, 2013). Asimismo, la afinidad de estos ectoparásitos por tipos de cobertura más transformados puede corresponder a que los estadios de sucesión o bosques secundarios suelen presentar una alta riqueza de especies de varios taxones dada la oferta alimentaria y la variedad de recursos y refugios que ofrecen (Horvarth et al., 2001; Dent y Wright, 2009). Lo anterior sumado a que estos ácaros por lo general suelen permanecer y ocupar un determinado tipo de hábitat que les permita alimentarse de una gran cantidad de vertebrados terrestres, como reptiles, aves, mamíferos y anfibios, lo cual favorece su abundancia (Shatrov y Kudryashova, 2006).). De hecho, la asociación de esta familia de ectoparásitos por un mayor porcentaje de zonas agrícolas podría deberse a la presencia de aves y reptiles que forrajean en el suelo de estos sitios, las cuales también pueden ser hospederos de algunas especies de trombicúlidos (Kaluz et al., 2016; Peng et al., 2018) además de una alta densidad de otros tipos de artrópodos, como coleópteros, dípteros y colémbolos, cuyos huevos forman parte de la dieta de sus demás estadios depredadores (De Castro, 2015). Por otra parte, las garrapatas duras y blandas son ectoparásitos que necesitan de sangre para sobrevivir, reproducirse y mudar a su siguiente estadio. Estos arácnidos suelen buscar activa o pasivamente a sus hospederos, esperándolos en la vegetación o concentrándose en sus nidos. Las larvas de las garrapatas duras pueden alimentarse durante varios días de un hospedero en comparación a las blandas, las cuales pueden durar pocos minutos (Anderson y Magnarelli, 2008). Este hecho puede ser importante para su dispersión, ya que el tiempo que permanecen sobre el hospedero influye en su posibilidad de colonizar nuevos hábitats (Estrada-Peña, 2003; Roberts et al., 2013). Lo anterior se vió reflejado en las proporciones de garrapatas encontradas en este estudio, en donde las garrapatas duras fueron más frecuentes que las garrapatas blandas. De igual forma, el hábito generalista y oportunista de la mayoría de estos ectoparásitos permite que puedan usar un amplio rango de hospederos diferentes (Obiegala et al., 2021), lo cual también se vió reflejado en su presencia sobre la mayoría de las especies de estudio y a su prevalencia a lo largo del todo gradiente.

Adicionalmente, es posible que la alta prevalencia de garrapatas en sitios heterogéneos corresponda a la cantidad de huevos que ovipositan, siendo más de 180000 huevos en las garrapatas duras y menos de cien en las blandas (Buchholz y Dick, 2017), lo cual podría promover una mayor permeabilidad en las especies terrestres que deambulan por estos sitios.

Esto se corroboró en un estudio realizado por Pruett-Jones y Pruett-Jones, (1991), en donde las aves que forrajeaban cerca al suelo presentaron una mayor prevalencia de garrapatas, en comparación a las aves del dosel (Walter y Proctor, 2013). Por tanto, la presencia de hospederos de hábitos terrestres y semiarbóricolas en sitios más transformados también favorecería una mayor adquisición de estos ectoparásitos, dado que la mayoría de las larvas y las ninfas suelen encontrarse en el suelo, lo cual les permitiría parasitar a los pequeños mamíferos, aves y reptiles presentes en estas zonas con más frecuencia. Asimismo, la presencia de hospederos móviles que se muevan entre estos fragmentos aislados puede contribuir a su conectividad transportándolas desde los sitios de mayor densidad hacia otros hábitats nuevos, lo cual se fundamenta en la teoría de metapoblaciones y explica sus preferencias en este estudio (Hames et al., 2001; Estrada-Peña, 2003).

Los ácaros macronísidos y laelápidos, son ectoparásitos polípagos y nidícolas (Klein et al., 2018), lo cual les permite aprovechar la alta disponibilidad de hospederos que utilizan refugios a lo largo de ambientes heterogéneos, como se constató en este estudio (Walter y Proctor, 2013). De hecho, las altas prevalencias de estos ácaros sobre *H. gaumeri* y *O. couesi*, pueden corresponder a la localización de los nidos de estas especies, los cuales se ubican sobre la superficie del suelo, en cavidades o en las bases de los árboles y representan ambientes óptimos para su desarrollo (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1997; Cimé-Pool et al., 2010). Esto también coincide con Wu et al. (2019), quien encontró una mayor intensidad de estos ectoparásitos en hábitats con algún grado de perturbación. Por otro lado, la amplia variedad de hospederos que algunas de las especies de ácaros macronísidos y laelápidos utilizan podría repercutir en estas preferencias, ya que también suelen presentarse en murciélagos, lagartos y aves que pueden ser abundantes en zonas de cultivo y bosques secundarios (Morand et al., 2006).

Por otra parte, los ácaros de la familia Cheyletidae, se presentaron en menor proporción y estuvieron mayormente asociados a niveles intermedios de agregación del bosque semideciduo. Lo anterior podría corresponder a su marcada presencia en *M. mexicana* y *S. toltecus*, las cuales presentaron individuos en sitios caracterizados por una mayor predominancia del bosque secundario. Este tipo de ácaros puede habitar en los nidos y refugios de los pequeños mamíferos, así como en los nidos del dosel de ciertos tipos de aves

(Volgin, 1998), lo cual podría explicar su prevalencia en especies terrestres y arborícolas, como el uso de nidos en la hojarasca o cavidades en el suelo por parte de la rata alodonera y la reutilización de algunos nidos de aves o agujeros en los árboles por parte de *M. mexicana* (Alonso-Mejía y Medellín, 1992).

### **Respuestas de las familias de ectoparásitos de las dos especies más frecuentes ante los predictores ambientales**

El análisis focalizado en *H. gaumeri* reforzó lo encontrado para los piojos de forma general, en donde ambientes con poca perturbación y mayor continuidad a nivel del paisaje favorecieron su prevalencia. Sin embargo, los ácaros listrofóridos presentaron una mayor tendencia hacia sitios más aislados, lo cual podría corresponder a la influencia de la matriz antrópica y la baja densidad del ratón de abazones en estos sitios. De igual manera, la marcada asociación de estos ácaros por zonas con una mayor densidad de borde también podría deberse a la disponibilidad de otras especies en las áreas de amortiguación (Giles, 2021). De forma general, las áreas de borde corresponden a una transición o discontinuidad entre dos tipos de hábitats, lo cual puede afectar a las especies nativas y favorecer el establecimiento de especies exóticas y generalistas (Lidicker, 1999). De igual forma, estos ecotonos representan una fuente de recursos alterna para las especies de hábitats adyacentes, por lo cual presentan una mayor disponibilidad de hospederos permanentes o temporales que los pueden utilizar como corredores. Por tanto, los altos niveles de estrés que *H. gaumeri* podría presentar en este tipo de ambientes contribuiría a una mayor densidad y prevalencia de estos ácaros, lo cual requiere de más investigación. Por otra parte, los demás ectoparásitos temporales como los ácaros trombicúlidos, macronísidos, laelápidos y las garrapatas duras mantuvieron su asociación por sitios más heterogéneos, lo cual, refleja su capacidad de utilizar otro tipo de hospederos en escalas de 1000 y 2000m, tal y como se observó de forma general para todas las especies de pequeños mamíferos.

En contraste, la estructura de la vegetación reflejada en un mayor número de ramas y árboles junto con una menor altura del dosel resultó importante en las prevalencias de los ectoparásitos encontrados sobre *O. phyllotis*, como los ácaros trombicúlidos, las garrapatas blandas y las pulgas. Este hecho podría deberse a las características que estos sitios ofrecen, como una amplia gama de refugios para diferentes tipos de hospederos, tal y como ocurrió

en las preferencias de los ectoparásitos temporales a nivel general en cuanto a la composición y configuración del paisaje. Asimismo, los ácaros trombicúlidos y las pulgas presentes sobre la rata orejada, mantuvieron sus asociaciones por sitios más heterogéneos a la escala de los 2000 y 3000m, lo cual también corresponde a la ocurrencia de otros tipos de hospederos que comparten nichos ecológicos espaciales similares a los de *O. phyllotis* como ciertas especies aves y reptiles, así como al paso de especies domésticas circundantes como algunos gatos y perros. Lo anterior podría favorecerse por la cercanía de sitios como CCol, CRej y K120 a diferentes tipos de cultivos y asentamientos humanos, lo cual podría atraer a otras especies de mamíferos para las pulgas y artrópodos llamativos para los ácaros trombicúlidos.

Finalmente, la ocurrencia de pseudoscorpiones foréticos sobre *H. gaumeri* y *P. yucatanicus* ya ha sido documentada en estas especies por Tapia-Ramírez, et al. (2022) con individuos del género *Epichernes* sobre *H. desmarestianus* y *P. mexicanus* en Chiapas, Mexico. Estas dos especies corresponden al medio de dispersión más frecuente de estos artrópodos, los cuales, aprovechan los nidos de los roedores para alimentarse de ácaros y pulgas. Esta relación simbiótica también se ha documentado con algunos coleópteros de la tribu Amblyopinini (Bittencourt y Rocha, 2002). Adicionalmente, los pseudoscorpiones pueden utilizar a estas especies como transporte para llegar a nuevos lugares y encontrar condiciones óptimas para su establecimiento y mantenimiento (Tapia-Ramírez, et al., 2022). Sin embargo, la razón por la cual estos artrópodos estuvieron mayormente relacionados a sitios con algún nivel de perturbación podría corresponder a requerimientos específicos y condiciones especiales que aún son desconocidos, ya que la información sobre la ecología e historia natural de estos organismos aún es escasa (Lira y Tizo-Pedroso, 2017; Tapia-Ramírez, et al., 2022).

### **Predictores del ectoparasitismo**

El análisis de dbRDA demostró una relación marginal entre la composición taxonómica y la susceptibilidad ante el ectoparasitismo. Este hecho alude a la importancia que tiene la identidad del hospedero para la abundancia y adquisición de ciertos tipos de ectoparásitos, ya que la variación en los mecanismos de sus estrategias de vida puede determinar una parte del éxito reproductivo o la supervivencia de algunos de los estadios de estos artrópodos (Cattadori et al., 2006). Por tanto, algunos aspectos de cada especie de hospedero, como su

esperanza de vida, su masa corporal y los patrones de movimiento a través del paisaje junto con los niveles de competencia o las propiedades del sistema inmunológico pueden determinar la cantidad de nichos disponibles para los ectoparásitos en el cuerpo de cada individuo (Balashov et al., 2007). De igual forma, otros factores ecológicos, como el estrato de forrajeo y los sitios de anidación podrían determinar que grupos de ectoparásitos se adquieran, ya que no todos los hospederos están expuestos a las mismas condiciones y no todas las especies tienen la misma susceptibilidad de ser parasitados (Klein et al., 2018; Shuai et al., 2022).

Por otra parte, la ausencia de una relación significativa con los demás predictores de este estudio puede aludir a la necesidad de incluir un conjunto de variables más específicas de una menor escala enfocadas hacia el microhábitat del hospedero, así como a la distribución y ecología de la comunidad de ectoparásitos sobre su cuerpo. Lo anterior, dado que algunos factores relacionados con la ocurrencia y estructura de la infracomunidad de los ectoparásitos, como la temperatura corporal, pueden facilitar o restringir la llegada de más artrópodos, dada la variabilidad en los nichos espaciales que pueden existir, lo cual incrementa o disminuye la competencia y provoca exclusión competitiva según la diversidad de estos (López-Pérez et al., 2022). De igual forma, otros aspectos más focalizados en la variación del pelaje, como el análisis de los cambios en su estructura, longitud, densidad, muda y cantidad también podrían determinar el éxito de ciertos grupos, ya que el pelo puede ser utilizado como refugio para evitar la remoción por acicalamiento (*grooming*) (Hawlena et al., 2006) y constituye uno de los aspectos que puede afectar la distribución de algunas especies de pulgas y los piojos (Parker y Holliman, 1972; Cannon, 2010; Pilosof et al., 2012).

De forma similar, otros aspectos comportamentales como la intensidad del acicalamiento (*grooming*) pueden provocar una partición en el microhábitat de los ectoparásitos, reduciendo su abundancia y modulando su agregación, como se ha documentado en garrapatas y piojos (Klein et al., 2018). Lo anterior provoca que ciertos tipos grupos de artrópodos restrinjan su ubicación a sitios poco asequibles para el hospedero, como la zona dorsal y las orejas, como se ha documentado en *Liomys pictus* (Gómez-Rodríguez et al., 2015) y como se observó en varios de los roedores capturados en este estudio (Daniela Rodríguez Ávila, observaciones personales). Asimismo, los ectoparásitos pueden restringir su locación de acuerdo con su

morfología bucal y preferir zonas de fácil acceso con tegumentos más delgados y mayor capilaridad de fluidos corporales (Bittencourt y Rocha, 2002, Pilosof et al., 2012)

Por otra parte, el estudio del sistema inmune también puede ser relevante para analizar parte de la susceptibilidad ante el ectoparasitismo, ya que, se ha documentado que la variación en los niveles de testosterona en los machos podría conllevar a una inmunodepresión, lo que puede incrementar su vulnerabilidad ante ciertos ectoparásitos (Shuai et al., 2022). Lo anterior también puede darse por el daño de tejidos que una determinada especie de ectoparásito puede provocar en el hospedero, lo cual puede facilitar o inhibir la ocupación de otros artrópodos (Veitch et al., 2020).

## **CONCLUSIONES**

Los pequeños mamíferos no voladores son ampliamente reconocidos por su papel en los ecosistemas, en donde constituyen uno de los eslabones más importantes dentro de su mantenimiento, siendo presas de varios depredadores en la cadena trófica y realizando diversas funciones ecológicas como la depredación de insectos, la polinización y la dispersión de semillas (Morand et al., 2007; Young, et al., 2015). Este grupo presenta una amplia variedad de respuestas ante los cambios en el entorno que los rodea, lo cual depende de sus preferencias de hábitat y de sus estrategias de vida (Vázquez et al., 2000; Medvedev y Krasnov, 2006). Asimismo, la abundancia y composición de los ectoparásitos presentes en estas especies depende del grado de especificidad y dependencia de estos artrópodos hacia sus hospederos, además de aspectos relacionados con su ecología, como los estratos en donde se movilizan y su distribución geográfica.

Las perturbaciones antrópicas pueden influir en la abundancia de los pequeños mamíferos y en la prevalencia de sus ectoparásitos, ya que el nivel de disturbio modifica sus densidades por causa de los cambios en la estructura de la vegetación y la configuración del paisaje, así como de la conectividad entre los fragmentos del bosque nativo. El estudio de los cambios en estas comunidades es relevante para la conservación de los ecosistemas dado el importante rol de los pequeños mamíferos al dispersar semillas de árboles ampliamente utilizados en la región como el sapote. Adicionalmente, algunas especies de este grupo son reconocidas como hospederos de múltiples ectoparásitos involucrados en la transmisión de patógenos zoonóticos, lo cual es sustancial para la salud humana (Poulin et al., 2006; Young, et al.,

2015). Este hecho contribuye a que la información relacionada con la estructura y respuesta de estas comunidades a lo largo de gradientes antrópicos constituya un modelo valioso para entender la dinámica de sus interacciones y el posible impacto de la fragmentación sobre las mismas. Asimismo, el cambio en sus abundancias y prevalencias permite el análisis sobre la emergencia potencial de determinadas enfermedades zoonóticas y la regulación de las poblaciones de los roedores involucrados, así como también de la posible vulnerabilidad y pérdida de interacciones coevolutivas de los ectoparásitos especialistas.

Nuestros resultados revelan que las comunidades de pequeños mamíferos dependen de las variaciones en los atributos del hábitat, como el área basal y la altura del dosel y de los cambios en el paisaje, como el grado de transformación y el porcentaje de cobertura de los distintos tipos de cobertura además del nivel de conectividad entre los remanentes del bosque nativo. Estos factores determinan sus abundancias de acuerdo con sus preferencias ecológicas y el grado de especialización en su dieta. Desde el punto de vista funcional, la variación en la composición de la comunidad de árboles es especialmente importante para la presencia de las especies granívoras, mientras que el nivel de heterogeneidad en el paisaje puede afectar o favorecer a las especies especialistas y generalistas, las cuales responden mayormente a los cambios en los tipos de cobertura y a la yuxtaposición entre fragmentos de distintas clases. Estas características favorecen la ocurrencia de especies con una mayor longitud de pata y cola desde un punto de vista funcional; mientras que, la ocurrencia de coberturas más transformadas como los campos agrícolas podrían favorecer a las especies más pequeñas.

En relación con el ectoparasitismo, nuestros resultados revelan la importancia de conocer cómo la prevalencia de las diferentes familias de ectoparásitos responde ante los paisajes antrópicos, en donde un mayor porcentaje de coberturas más transformadas puede favorecer la presencia de ectoparásitos temporales y generalistas, como las garrapatas duras y blandas además de los ácaros trombicúlidos (pinolillos) y las pulgas. Lo anterior es de vital importancia, ya que algunas especies de estos ectoparásitos pueden constituir un riesgo potencial en la transmisión de enfermedades zoonóticas, dada su relación con bacterias patógenas de los géneros *Borrelia*, *Leptospira* y *Rickettsia*, las cuales son de importancia médica (Maaz et al. 2018). No existe un registro en la Norma Oficial Mexicana (NOM) para las especies de pequeños mamíferos capturadas en nuestro estudio, sin embargo, algunas investigaciones reportan la infección de algunos individuos de *H. gaumeri* y *O. phyllotis* con

*Leptospira interrogans* y Leishmaniasis (Espinosa-Martínez et al., 2015; Rodríguez-Rojas et al., 2020) junto con *Peromyscus yucatanicus* como reservorio potencial de *Trypanosoma cruzi* y *Rickettsia. sp.* (Ruiz-Piña y Wynsberghe, 2002). Asimismo, algunos estudios han encontrado que las especies de roedores de los géneros *Sigmodon*, *Oligoryzomys* y *Oryzomys* en México podrían estar involucradas en la transmisión del hantavirus (Ramos, 2008; Suzán et al., 2008; Novelo et al., 2011), esto sumado al hallazgo de pulgas de la especie *Ctenocephalides felis* sobre *P. yucatanicus* y *Polygenis odiosus* sobre *O. phyllotis*, las cuales resultaron infectadas con *Rickettsia typhi* y *R. felis* (Peniche-Lara et al. 2015).

Por tanto, la prevalencia de los ectoparásitos involucrados en la transmisión de patógenos podría aumentar en las zonas más transformadas, dado el aumento en la abundancia de ciertas especies de pequeños mamíferos generalistas. Este hecho puede incrementarse con ciertas actividades como el cambio de uso del suelo y la deforestación intensiva en la región de Calakmul, lo cual podría provocar el desplazamiento de algunas especies de roedores hacia zonas depauperadas, asentamientos humanos y sitios de almacenamiento de cultivos agrícolas. Esta migración podría constituir un riesgo para las personas que entren en contacto con la saliva, heces u orina de estos roedores en esas áreas, como se ha encontrado en la transmisión de algunas enfermedades como el hantavirus (Novelo et al., 2011). Este riesgo se incrementa con algunas iniciativas que promueven la tala de zonas selváticas en la región (Novelo et al., 2011) como el tren maya, lo cual podría provocar el aumento del movimiento y la migración de las especies reservorio a nuevas zonas, además de promover la apertura de los ciclos infecciosos de estos ambientes hacia nuevos hospederos potenciales que puedan ser utilizados por ectoparásitos involucrados en zoonosis como la Leishmaniasis, la Borreliosis, la enfermedad de Lyme, entre otras.

En este sentido, nuestros hallazgos indican que el conocimiento sobre las diferencias en las respuestas de los pequeños mamíferos y sus ectoparásitos ante los gradientes de perturbación es crucial para determinar el grado de influencia de los cambios en su hábitat y sus consecuencias. De igual forma, resaltamos cómo la conservación de los bosques nativos podría contribuir a controlar las poblaciones de especies de roedores generalistas por el mantenimiento de grandes depredadores como el jaguar en zonas poco perturbadas, así como la persistencia de especies de pequeños mamíferos y ectoparásitos especialistas. Lo anterior, podría contribuir a mantener una baja proporción de ectoparásitos generalistas en estas

comunidades de hospederos, lo que podría ser importante para las especies que son vectores de enfermedades transmisibles. Igualmente, resaltamos la relevancia y conservación del bosque secundario, el cual podría contribuir a restaurar las características originales del bosque maduro promoviendo el mantenimiento y conservación de algunos gremios y especies (Dent y Wright, 2009; Norden et al. 2009).

Este estudio constituye un punto de entrada completo y subsecuente para la continuación de varias investigaciones enfocadas al análisis más detallado de las especies de ectoparásitos de las familias aquí encontradas, así como para el estudio y descripción de los patógenos derivados de estos artrópodos y especies de pequeños mamíferos. Recomendamos implementar los estudios que integren varios aspectos de estas comunidades a lo largo de gradientes de perturbación, dada la actual situación del cambio de uso del suelo, fragmentación y deforestación de los tipos de ecosistemas presentes en el territorio mexicano. Finalmente, hacemos un llamado para crear conciencia sobre el impacto de las perturbaciones humanas y las consecuencias que estas pueden tener sobre las dinámicas de las especies y el funcionamiento de los ecosistemas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, L. (2018). Variación de los rasgos funcionales de los roedores ante el proceso de fragmentación de hábitat: una revisión sistemática. [Tesis de licenciatura]. Pontificia Universidad Javeriana.
- Acosta-Chaves, V. J., Sosa-Bartuano, Á., Morera-Chacón, B. H., & Jiménez-Castro, J. E. (2018). Records of preys hunted by the Zeledon's Mouse Opossum *Marmosa zeledoni* Goldman, 1911 (Didelphimorphia: Didelphidae) in Costa Rica. *Food Webs*, 16, e00094. doi:10.1016/j.fooweb.2018.e00094
- Acosta, R. (2005). Relación huésped-parásito en pulgas (Insecta: Siphonaptera) y roedores (Mammalia: Rodentia) del estado de Querétaro, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1), 37–47.
- Acosta, R., y Fernández, J. A. (2015). Flea diversity and prevalence on arid-adapted rodents in the Oriental Basin, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(4), 981–988. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.09.014>
- Acosta-Gutiérrez, R. (2014). Biodiversidad de Siphonaptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 345–352. <https://doi.org/10.7550/rmb.35267>
- Allan, B. F., Keesing, F., y Ostfeld, R. S. (2003). Effect of Forest Fragmentation on Lyme Disease Risk. *Conservation Biology*, 17(1), 267–272. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01260.x>
- Alonso-Mejía, A., y Medelín, R. (1992). *Marmosa mexicana*. *Mammalian Species*. <https://doi.org/10.2307/3504312>

- Álvarez-Castañeda, S., Álvarez, T., y González-Ruiz, N. (2017). Guía para la identificación de los mamíferos de México. JHU Press.
- Anderson, R. P., Gómez-Laverde, M., y Peterson, A. T. (2002). Geographical distributions of spiny pocket mice in South America: insights from predictive models. Available online: <http://www.blackwell-science.com/geb>
- Anderson, J. F., y Magnarelli, L. A. (2008). Biology of Ticks. *Infectious Disease Clinics of North America*, 22(2), 195–215. <https://doi.org/10.1016/j.idc.2007.12.006>
- Arce-Peña, N. P., Arroyo-Rodríguez, V., San-José, M., Jiménez-González, D., Franch-Pardo, I., Andresen, E., y Ávila-Cabadilla, L. D. (2019). Landscape predictors of rodent dynamics in fragmented rainforests. *Biodiversity and Conservation*, 28(3), 655–669. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1682-z>
- Arellano, E., Castro-Arellano, I., Suzán, G., González-Cózatl, F. X., y Jiménez, R. M. (2012). Antibody Seroprevalence to Hantaviruses in Rodents from Reserva De La Biosfera Sierra De Huautla, Morelos. *Western North American Naturalist*, 72(1), 105–109. <https://doi.org/10.3398/064.072.0114>
- Arias-Caballero de Miguel, P., Medellín, D., Domínguez Castellanos, Y.; Ceballos, G. (2015). Hábitat De *Hodomys alleni* (Rodentia: Muridae) en la selva baja caducifolia en La Región Central de Colima, México. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Epoca)* (1), 63. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2015.5.1.203>
- Armién, A. G., Armién, B., Koster, F., Pascale, J. M., Avila, M., Gonzalez, P., de la Cruz, M., Zaldivar, Y., Mendoza, Y., Gracia, F., Hjelle, B., Lee, S.-J., Yates, T. L., y Salazar-Bravo, J. (2009). Hantavirus infection and habitat associations among rodent populations in agroecosystems of Panama: implications for human disease risk. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 81(1), 59–66
- Arroyo-Rodríguez, V., y Mandujano, S. (2009). Conceptualization and Measurement of Habitat Fragmentation from the Primates' Perspective. *International Journal of Primatology*, 30(3), 497–514. <https://doi.org/10.1007/s10764-009-9355-0>
- Astiazarán Azcarraga, A., Gallina Tessaro, S., y Delfin-Alfonso, C. A. (2020). Activity patterns of arboreal mammals in a tropical rain forest in México. *Therya*, 11(2), 225–231. <https://doi.org/10.12933/therya-20-779>
- Author, A., Davis, W. H., y Lidicker, W. Z. (1955). American Society of Mammalogists The Rice Rat, *Oryzomys palustris texensis*, in Northwestern. *In Source: Journal of Mammalogy* (Vol. 36, Issue 2). <http://www.jstor.org/URL:http://www.jstor.org/stable/1375906> Accessed:28-01-201607:15UTC
- Azpiri, G. S., Galindo Maldonado, F., y Ceballos González, G. (2005). Artículos de revisión: La importancia del estudio de enfermedades en la conservación de fauna silvestre. *In Vet. Méx* (Vol. 31, Issue 3).
- Baak-Baak, C. M., Osorio-Pinelo, O. E., Cigarroa-Toledo, N., Guzmán-Cornejo, C., Hernández-Betancourt, S. F., Panti-May, J. A., Torres-Chable, O. M., García-Rejón, J. E., Suzán, G., y Machain-Williams, C. (2018a). Mites and Lice of Peri-Domestic Rodents Captured at a Mayan Community of Yucatán State, México. *Southwestern Entomologist*, 43(4), 911–918. <https://doi.org/10.3958/059.043.0409>
- Badii, M. H., y Landeros, J. (2007). Cuantificación de la fragmentación del paisaje y su relación con la Sustentabilidad. *In International Journal of Good Conscience* 2(1). [www.daenajournal.org26](http://www.daenajournal.org26)
- Balashov, Y. S., Bochkov, A. v., Vashchenok, V. S., Grigorieva, L. A., Stanyukovich, M. K., y Tretyakov, K. A. (2007). Segregation of ectoparasitic communities of small forest mammals among ecological niches. *Doklady Biological Sciences*, 415(1), 280–283. <https://doi.org/10.1134/S0012496607040096>

- Barragán, F., Lorenzo, C., Morón, A., Briones-Salas, M. A., y López, S. (2010). Bat and Rodent Diversity in a Fragmented Landscape on the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 3(1), 1–16. <https://doi.org/10.1177/194008291000300101>
- Barriga, M. (2021). Diversidad y abundancia ectoparásita en roedores silvestres en zonas de cobertura vegetal constratante de Marqués de Comillas, Chiapas [Tesis de maestría]. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Bartolomucci, A. (2007). Social stress, immune functions and disease in rodents. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 28(1), 28–49. doi:10.1016/j.yfrne.2007.02.001
- Batzli, G. O., Harper, S. J., Lin, Y.-T. K., y Desy, E. A. (1999). Experimental Analyses of Population Dynamics: Scaling Up to the Landscape. In *Landscape Ecology of Small Mammals* (pp. 107–127). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-21622-5\\_6](https://doi.org/10.1007/978-0-387-21622-5_6)
- Bellay, S., Oliveira, E. F. de, Almeida-Neto, M., Abdallah, V. D., Azevedo, R. K. de, Takemoto, R. M., y Luque, J. L. (2015). The patterns of organisation and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. *International Journal for Parasitology*, 45(8), 549–557. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2015.03.003>
- Bermúdez, S. E., González, P., Ávila, M., Miranda, R., Armién, A., y Armién, B. (2010). Parasitism of *Cuterebra* sp. (Díptera: Oestridae s.l.) on rodents of Central Panamá. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81: 57- 60
- Bonifaz, E., y Mena, Y. J. L. (2021). Selective logging and host sex effects on the ectoparasitism of small mammals of the Southern Peruvian Amazon. *Mastozoología Neotropical*, 28(1). <https://doi.org/10.31687/saremMN.21.28.1.0.30>
- Borges, F. J. A., y Loyola, R. (2021). Searching for synthetic mechanisms on how biological traits mediate species responses to climate change. *Biota Neotropica*, 21(3). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2021-1204>
- Bossi, D. E. (1996). Ectoparasitismo em pequenos mamíferos da estação ecológica de Jureia-Itatins Iguape [Tesis de maestría]. Universidade Estadual de Campinas.
- Bovendorp, R. S., Brum, F. T., McCleery, R. A., Baiser, B., Loyola, R., Cianciaruso, M. v., y Galetti, M. (2019). Defaunation and fragmentation erode small mammal diversity dimensions in tropical forests. *Ecography*, 42(1), 23–35. <https://doi.org/10.1111/ecog.03504>
- Bowne, D. R., Peles, J. D., & Barrett, G. W. (1999). *Landscape Ecology*, 14(1), 53–65. doi:10.1023/a:1008025827895
- Bradley, R. D., Henson, D. D., y Durish, N. D. (2008). Re-Evaluation Of the Geographic Distribution and Phylogeography Of the *Sigmodon hispidus* Complex Based On Mitochondrial DNA Sequences. *The Southwestern Naturalist*, 53(3), 301–310. <https://doi.org/10.1894/MRD-03.1>
- Bravo-Monzón, Á. E., Montiel-González, C., Benítez-Malvido, J., Arena-Ortíz, M. L., Flores-Puerto, J. I., Chiappa-Carrara, X., Avila-Cabadilla, L. D., y Alvarez-Añorve, M. Y. (2022). The Assembly of Tropical Dry Forest Tree Communities in Anthropogenic Landscapes: The Role of Chemical Defenses. *Plants*, 11(4), 516. <https://doi.org/10.3390/plants11040516>
- Briani, D. C., Vieira, E. M., y Vieira, M. v. (2001). Nests and nesting sites of Brazilian forest rodents (*Nectomys squamipes* and *Oryzomys intermedius*) as revealed by a spool-and-line device. *Acta Theriologica*, 46(3), 331–334. <https://doi.org/10.1007/BF03192440>

- Briones-Salas, Miguel, & González, Graciela. (2016). Ecología poblacional de *Heteromys pictus* (Rodentia: Heteromyidae), en un bosque tropical caducifolio con perturbación humana, en la costa de Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(4), 1415-1429. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v64i4.20734>
- Buchholz, M. J., y Dick, C. W. (2017). Ecology of Rodent - Ectoparasite Associations in South-Central Kentucky. In *Northeastern Naturalist* (Vol. 24, Issue 2, pp. 97–109). Humboldt Field Research Institute. <https://doi.org/10.1656/045.024.0201>
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Butler, R. A. (2019). An Ecological Assessment of Ectoparasites on Rodents in: [Tesis de maestría]. The University of Memphis. <https://digitalcommons.memphis.edu/etd>.
- Cameron, G. N., y Spencer, S. R. (1981). *Sigmodon hispidus*. 3(158), 1–9. <https://doi.org/10.2307/3504057/2600561>
- Cancino, A. (2013a). Interacciones bióticas entre reservorios de *Trypanosoma cruzi* y *Triatoma dimidiata* en el paisaje de Zoh Laguna, Campeche [Tesis de maestría]. Centro Regional De Investigación En Salud Pública Escuela De Salud Pública De México.
- Cancino, A. (2013b). Interacciones bióticas entre reservorios de *Trypanosoma cruzi* y *Triatoma dimidiata* en el paisaje de Zoh Laguna, Campeche [Tesis de maestría]. Instituto Nacional De Salud Pública.
- Cannon, S. M. (2010). Size Correlations between Sucking Lice and Their Hosts Including a Test of Harrison's Rule. [Tesis de maestría]. Georgia Southern University.
- Canto-Lara, S. B., van Wynsberghe, N. R., Vargas-González, A., Ojeda-Farfán, F. F., y Andrade-Narváez, F. J. (1999). Use of Monoclonal Antibodies for the Identification of *Leishmania* spp. Isolated from Humans and Wild Rodents in the State of Campeche, Mexico. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(3), 305–309. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761999000300005>
- Canul-Cruz, A., Vargas-Contreras, J., y Escalona-Segura, G. (2012). Algunos aspectos poblacionales del ratón de abazones *Heteromys gaumeri* de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. In F. Cervantes y C. Ballesteros-Barrera (Eds.), *Estudios sobre la biología de roedores silvestres de México: Vol. I* (pp. 71–84). UNAM, UAM.
- Cardoso, T. S., Simões, R. O., Luque, J. L. F., Maldonado, A., y Gentile, R. (2016). The influence of habitat fragmentation on helminth communities in rodent populations from a Brazilian Mountain Atlantic Forest. *Journal of Helminthology*, 90(4), 460–468. <https://doi.org/10.1017/S0022149X15000589>
- Cardoso, T. D. S., Andreazzi, C. S. de, Junior, A. M., y Gentile, R. (2021). Functional traits shape small mammal-helminth network: Patterns and processes in species interactions. *Parásitology*. <https://doi.org/10.1017/S0031182021000640>
- Carmichael, J. A., Strauss, R. E., y McIntyre, N. E. (2007). Seasonal Variation of North American Form of *Gigantolaelaps mattogrossensis* (Acari: Laelapidae) on Marsh Rice Rat in Southern Coastal Texas. *Journal of Medical Entomology*, 44(1), 80–84. <https://doi.org/10.1093/jmedent/41.5.80>
- Carrasco, A. (2007). Parasitismo de ácaros (Acari: Trombiculidae) sobre *Liolaemus tenuis* en un bosque maulino fragmentado [Tesis de licenciatura]. Universidad de Chile.
- Carvalho-Braga, C., Drummond, L. O., y Silverio-Pires, M. (2015). Cuidado materno e evidências de forrageio pré-desmame em *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1918) (Rodentia, Criceti). *Bol. Soc. Bras. Mastozool*, 72.

- Carvalho-Coutinho, L., y Alves de Oliveira, J. (2017). Relating appendicular skeletal variation of sigmodontine rodents to locomotion modes in a phylogenetic context. *Journal of Anatomy*, 231(4), 543–567. <https://doi.org/10.1111/joa.12665>
- Castillo, C., y Palma, E. (2002). Actualización en hantavirus. *Medwave*, 2(10). <https://doi.org/10.5867/medwave.2002.10.2568>
- Castillo-Figueroa, D., y Pérez-Torres, J. (2021). On the development of a trait-based approach for studying Neotropical bats. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 61, e20216124. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2021.61.24>
- Ceballos, G., y Garcia, A. (1995). *Conserving Neotropical Biodiversity: The Role of Dry Forests in Western Mexico* (Vol. 9, Issue 6).
- Cervantes, F., & Brito. (2010). Grasa corporal del ratón de abazones (*Heteromys desmarestianus*) de una selva alta perennifolia de Veracruz, México. In F. Cervantes, Y. Moncada, & J. Cuenca (Eds.), *60 años de la Colección Nacional de Mamíferos de Instituto de Biología, UNAM. Aportaciones al conocimiento de y conservación de los mamíferos mexicanos*. Instituto de Biología UNAM. Ciudad de México.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., Wingham, R., Hunt, K., Gebo, D., y Gardner, L. (1992). Estimators of Fruit Abundance of Tropical Trees. *Biotropica*, 24(4), 527. <https://doi.org/10.2307/2389015>
- Chazdon, R., Peres, C. A., Dent, D., Sheil, D., Lugo, A. E., Lamb, D., Stork, N. E., y Miller, S. E. (2009). The Potential for Species Conservation in Tropical Secondary Forests. *Conservation Biology*, 23(6), 1406–1417. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01338.x>
- Chinchilla-Carmona, M., Valerio-Campos, I., Sánchez-Porras, R., Martínez-Esquivel, L., González-Paniagua, A., Valerio-Campos, L., Bolaños-Jiménez, J., y León. González, J. (2013). Parásitos intestinales y sanguíneos de 4 especies de roedores y 5 ejemplares de *Philander opossum* (Didelphimorphia: Didelphidae) capturados en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (REBAMB) de Costa Rica. *Rev. Ibero-Latinoam. Parasitol*, 72, 176–184.
- Cime-Pool, A., Hernández Betancourt, S. F., y Peralta, Y. S. M. (2002). Área de actividad de *Heteromys gaumeri* en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán. In *Revista Mexicana de Mastozoología* (Vol. 6).
- Cimé-Pool, J. A., Hernández-Betancourt, S. F., Barrientos, R. C., y Castro-Luna, A. A. (2010). Diversidad de Pequeños Roedores en una selva baja caducifolia del noreste de Yucatán, México. *Therya*, 1(1), 23–39. <https://doi.org/10.12933/therya-10-2>
- Cimé-Pool, J., Hernández-Betancourt, S. F., y Chablé-Santos, J. (2007). Comunidad de pequeños roedores en una milpa tradicional del centro de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* (Nueva Epoca), 11(1), 57. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2007.11.1.129>
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., y Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*, 21(5), 523–533. <https://doi.org/10.1111/ddi.12277>
- Cook, W. M., Timm, R. M., y Hyman, D. E. (2001). Swimming ability in three Costa Rican dry forest rodents. *Revista de Biología Tropical*, 49(3–4), 1177–1181.

- Cortes-Suárez, J. E. (2020). Observación de un caso de cuidado parental en un roedor del Género *Sigmodon* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) en el enclave seco del municipio de Villa de Leyva, Colombia. *Notas Sobre Mamíferos Sudamericanos*, 01(1), 001–005. <https://doi.org/10.31687/saremnms.20.0.1>
- Cox, P. G., Rayfield, E. J., Fagan, M. J., Herrel, A., Pataky, T. C., y Jeffery, N. (2012). Functional Evolution of the Feeding System in Rodents. *PLoS ONE*, 7(4), e36299. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036299>
- Christe, P., Morand, S., y Michaux, J. (2006). Biological conservation and parasitism. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 593–613). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_27](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_27)
- Christensen, M. (1980). A comparison of social behavior between the rice rat (*Oryzomys palustris*) and the cotton rat (*Sigmodon hispidus*) [Tesis de doctorado]. Mississippi State University.
- Cruz, L. D., Fernandes, F. R., y Linhares, A. X. (2012). Similarities among ectoparasite fauna of sigmodontine rodents: Phylogenetic and geographical influences. *Parásitology*, 139(13), 1749–1756. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001126>
- Cruz-Lara, L. E., Lorenzo, C., Soto, L., Naranjo, E., y Ramírez-Marcial, N. (2004). Diversidad De Mamíferos En Cafetales Y Selva Mediana De Las Cañadas De La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 20(1), 63–81. <https://doi.org/10.21829/azm.2004.2011999>
- Cruz-Salazar, B., Ruiz-Montoya, L., Navarrete-Gutiérrez, D., y Vázquez, L.-B. (2016b). Influence of the composition and structure of modified landscapes on the abundance of two marsupials during the dry season in Chiapas, Mexico. *Therya*, 7(3), 393–406. <https://doi.org/10.12933/therya-16-401>
- Cudney-Valenzuela, S. J., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., y Toledo-Aceves, T. (2022). What determines the scale of landscape effect on tropical arboreal mammals? *Landscape Ecology*, 37(6), 1497–1507. <https://doi.org/10.1007/s10980-022-01440-w>
- Culhane, K., Sollmann, R., White, A. M., Tarbill, G. L., Cooper, S. D., y Young, H. S. (2022). Small mammal responses to fire severity mediated by vegetation characteristics and species traits. *Ecology and Evolution*, 12(5). <https://doi.org/10.1002/ece3.8918>
- Dáttilo, W., Barrozo-Chávez, N., Lira-Noriega, A., Guevara, R., Villalobos, F., Santiago-Alarcón, D., Neves, F. S., Izzo, T., y Ribeiro, S. P. (2020). Species-level drivers of mammalian ectoparasite faunas. *Journal of Animal Ecology*, 89(8), 1754–1765. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13216>
- De Castro, F. (2015). Ácaros trombiculídeos (Trombidiformes: Trombiculidae) de pequenos mamíferos dos estados de São Paulo e Paraná: estudos morfológicos e investigação da presença de *Rickettsia* [Tesis de maestría, Universidade de São Paulo]. <https://doi.org/10.11606/D.10.2015.tde-04082015-142832>
- De Mendonça, R. F. B., Colle, A. C., Freitas, L. C., Martins, T. F., Horta, M. C., Oliveira, G. M. B., Pacheco, R. C., Mateus, L. A. F., y Rossi, R. v. (2020). Ectoparasites of small mammals in a fragmented area of the southern Amazonia: interaction networks and correlations with seasonality and host sex. *Experimental and Applied Acarology*, 81(1), 117–134. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00491-5>
- Deem, S. L., Karesh, W. B., y Weisman, W. (2008). Putting Theory into Practice: Wildlife Health in Conservation. *Conservation Biology*, 15(5), 1224–1233. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2001.00336.x>
- Del Campo, J. T.-F., Olvera-Vargas, M., Silla-Cortés, F., Figueroa-Rangel, B. L., y Iníiguez-Dávalos, L. I. (2022). Composition and structure of vegetation and tide regulate the occurrence of *Oryzomys couesi* and *Hodomys alleni* in mangrove forests of Laguna de Cuyutlán, West-Central Mexico. *Wetlands Ecology and Management*, 30(1), 67–82. <https://doi.org/10.1007/s11273-021-09831-7>

- De la Fuente, M. (2014). Taxonomía y factores ecológicos que afectan a ácaros Mesostigmata asociados a roedores del norte de Chile [Tesis de maestría]. Universidad de Concepción.
- Dent, D. H., y Joseph Wright, S. (2009). The future of tropical species in secondary forests: A quantitative review. *Biological Conservation*, 142(12), 2833–2843. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.05.035>
- Díaz, M., y Alonso, C. L. (2003). Wood mouse *Apodemus sylvaticus* winter food supply: density, condition, breeding, and parasites. *Ecology*, 84(10), 2680–2691. <https://doi.org/10.1890/02-0534>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., y Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Disney, R. H. L. (1968). Observations on a Zoonosis: Leishmaniasis in British Honduras. *The Journal of Applied Ecology*, 5(1), 1. <https://doi.org/10.2307/2401273>
- Dowler, R., y Genoways, H. (1978). *Liomys irroratus*. *Mammalian Species*, 82(1), 1–6.
- Durden, L. A. (1983). Sucking louse (*Hoplopleura erratica*: Insecta, Anoplura) exchange between individuals of a wild population of Eastern chipmunks, *Tamias striatus*, in central Tennessee, U.S.A. *Journal of Zoology*, 201(1), 117–123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb04264.x>
- Durden, L. A., Ellis, B. A., Banks, C. W., Crowe, J. D., y Oliver, J. H. (2004). Ectoparasites of gray squirrels in two different habitats and screening of selected ectoparasites for Bartonellae. *Journal of Parasitology*, 90(3), 485–489. <https://doi.org/10.1645/GE-3299>
- Durden, L. A. (2006). Taxonomy, host associations, life cycles and vectorial importance of ticks parasitizing small mammals. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 91–102). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_6](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_6)
- Durden, L. (2019). Lice (Phthiraptera). In G. Mullen y L. Durden (Eds.), *Medical and Veterinary Entomology* (3rd ed.). Academic Press.
- Durden, L. A., y Hinkle, N. C. (2019). Fleas (Siphonaptera). In *Medical and Veterinary Entomology* (pp. 145–169). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814043-7.00010-8>
- Dick, C. W., y Patterson, B. D. (2007). Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International Journal for Parasitology*, 37(8–9), 871–876. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2007.02.004>
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., y ter Braak, C. J. F. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95(1), 14–21. <https://doi.org/10.1890/13-0196.1>
- Dreiss, L. M., Burgio, K. R., Cisneros, L. M., Klingbeil, B. T., Patterson, B. D., Presley, S. J., y Willig, M. R. (2015). Taxonomic, functional, and phylogenetic dimensions of rodent biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Ecography*, 38(9), 876–888. <https://doi.org/10.1111/ecog.00971>
- Dzib-Paredes, G., Rodríguez-Vivas, R. I., Panti-May, A., Noh-Pech, H., Rosado-Aguilar, J. A., y Torres-Castro, M. (2022). Frecuencia de *Borrelia burgdorferi* sensu lato y *Leptospira* spp. en pequeños roedores de Yucatán, México. *Revista Científica de La Facultad de Ciencias Veterinarias*, XXXII (single), 1–8. <https://doi.org/10.52973/rcfcv-e32120>
- Edmonds, H. (2017). The Functional Morphology of the Primate Zygomatic Arch. In Relation to Diet [Tesis de doctorado]. Arizona State University.
- Erazo, D., Gottdenker, N. L., González, C., Guhl, F., Cuellar, M., Kieran, T. J., Glenn, T. C., Umaña, J. D., y Cordovez, J. (2019). Generalist host species drive *Trypanosoma cruzi* vector infection in oil palm

- plantations in the Orinoco region, Colombia. *Parasites and Vectors*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3519-3>
- Escobar, M. A. H., y Estades, C. F. (2021). Differential responses of small mammals immediately after clearcutting in forest plantations: Patterns and mechanisms. *Forest Ecology and Management*, 480. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118699>
- Espinosa-Martínez DV, Sánchez-Montes DS, Leon-Paniagua L. New wildlife hosts of *Leptospira interrogans* in Campeche, Mexico. *Rev Inst Med Trop Sao Paulo* 2015; 57:181–183
- Estébanes-González, M. L., y Cervantes, F. A. (2005). Mites and ticks associated with some small mammals in Mexico. *International Journal of Acarology*, 31(1), 23–37. <https://doi.org/10.1080/01647950508684413>
- Estébanes-González, M. L., Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M. de L., y Schnell, G. D. (2011a). Ácaros parásitos de roedores de Playa de Oro, Colima, México. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 27(1), 169–176. <https://doi.org/10.21829/azm.2011.271742>
- Estébanes-González, M. L., Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M. de L., y Schnell, G. D. (2011b). Ácaros parásitos de roedores de Playa de Oro, Colima, México. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 27(1), 169–176. <https://doi.org/10.21829/azm.2011.271742>
- Estrada-Peña, A. (2003). The relationships between habitat topology, critical scales of connectivity and tick abundance *Ixodes ricinus* in a heterogeneous landscape in northern Spain. *Ecography*, 26(5), 661–671. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03530.x>
- Fahrig, L., y Merriam, G. (1985). Habitat Patch Connectivity and Population Survival. *Ecology*, 66(6), 1762–1768. <https://doi.org/10.2307/2937372>
- Fain, A., & Hyland, K. (1985). Evolution of Astigmatid Mites in Mammals. In K. Chung (Ed.), *Offprints from coevolution of parasitic arthropods and mammals*. John Wiley & Sons, Inc.
- Falcão, M., de Oliveira, M. A. B., & Montes, M. A. (2019). Implications of an agricultural mosaic in small mammal communities. *Mammalian Biology*. doi:10.1016/j.mambio.2019.09.010
- FAO. (2003). Workshop on tropical secondary forest management in Africa: reality and perspectives. Conference proceedings. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO)
- Favaron, P. O., Rodrigues, M. N., Oliveira, M. F., Biasi, C. M., y Miglino, M. A. (2012). Embryonic and Fetal Development in - Pigmy Rice Rat - *Oligoryzomys* sp. (Rodentia, Sigmodontinae) and its Significance for Being a new Experimental Model. *Journal of Veterinary Medicine Series C: Anatomia Histologia Embryologia*, 41(4), 286–299. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.2012.01136.x>
- Fernandes, F. R., Cruz, L. D., Linhares, A. X., y Zuben, C. J. von. (2015). Effect of body size on the abundance of ectoparasitic mites on the wild rodent *Oligoryzomys nigripes*. *Acta Parasitológica*, 60(3), 515–524. <https://doi.org/10.1515/ap-2015-0073>
- Fleharty, E. D., y Mares, M. A. (1973). Habitat Preference and Spatial Relations of *Sigmodon hispidus* on a Remnant Prairie in West-Central Kansas. *The Southwestern Naturalist*, 18(1), 21. <https://doi.org/10.2307/3669907>
- Fonseca, G. A. B. da. (1989). Small mammal species diversity in Brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6(3), 381–422. <https://doi.org/10.1590/S0101-81751989000300001>

- Freeman, P. W., & Lemen, C. A. (2008). A simple morphological predictor of bite force in rodents. *Journal of Zoology*, 275(4), 418–422. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00459.x
- Friggens, M. M., y Beier, P. (2010). Anthropogenic disturbance and the risk of flea-borne disease transmission. *Oecologia*, 164(3), 809–820. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1747-5>
- Froeschke, G., van der Mescht, L., McGeoch, M., y Matthee, S. (2013). Life history strategy influences parasite responses to habitat fragmentation. *International Journal for Parasitology*, 43(14), 1109–1118. <https://doi.org/10.1016/J.IJPARA.2013.07.003>
- Fuentes, L., Vásquez, C., Palma, W., y Bari, C. (2008). Ácaros prostigmata y mesostigmata asociados a la hojarasca en el bosque de galería del Parque Universitario de la UCLA, Estado Lara, Venezuela. *Neotropical Entomology*, 37(5), 591–596. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2008000500015>
- Fuentes-Montemayor, E., Cuarón, A. D., Vázquez-Domínguez, E., Benítez-Malvido, J., Valenzuela-Galván, D., y Andresen, E. (2009). Living on the edge: roads and edge effects ON small mammal populations. *Journal of Animal Ecology*, 78(4), 857–865. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01551.x>
- García de-la Peña, C., Contreras-Balderas, A., Castañeda Gamamiel, G., y Lazcano, D. (2004). Infestación y distribución corporal de la nigua *Eutrombicula alfreddugesi* (Acari: Trombiculidae) en el lacertilio de las rocas *Sceloporus couchii* (sauria: Phrynosomatidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 20, 159–165.
- García-Gil, G., & Pat-Fernández, J. M. (2000). Apropiación del espacio y colonización en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana del Caribe*, 5(10),.
- García-Llamas, P., Rangel, T. F., Calvo, L., y Suárez-Seoane, S. (2019). Linking species functional traits of terrestrial vertebrates and environmental filters: A case study in temperate mountain systems. *PLoS ONE*, 14(2). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211760>
- García-Méndez, A., Lorenzo, C., Vázquez, L.-B., y Reyna-Hurtado, R. (2014). Roedores y murciélagos en espacios verdes en San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. *Therya*, 5(2), 615–632. <https://doi.org/10.12933/therya-14-207>
- García-Navas, V. (2019). Phylogenetic and functional diversity of African muroid rodents at different spatial scales. *Organisms Diversity and Evolution*, 19(4), 637–650. <https://doi.org/10.1007/s13127-019-00411-5>
- García-Rejón, J., Tzuc-Dzul, J., Cetina-Trejo, R., Madera-Navarrete, M., Cigarroa-Toledo, N., Chan-Pérez, J., Ortega-Pacheco, A., Torres-Chable, O., Pietri, J., y Baak-Baak, C. (2021). Identification of parasitic arthropods collected from domestic and wild animals in Yucatan, Mexico. *Annals of Parasitology*, 67(4), 647–658.
- Gardner, A. L. (1973). The Systematics of the Genus *Didelphis* (Marsupialia: Didelphidae) in North and Middle America. *LSU Historical Dissertations and Theses*.
- Garrido-Garduño, T., Téllez-Valdés, O., Manel, S., & Vázquez-Domínguez, E. (2015). Role of habitat heterogeneity and landscape connectivity in shaping gene flow and spatial population structure of a dominant rodent species in a tropical dry forest. *Journal of Zoology*, 298(4), 293–302. doi:10.1111/jzo.12307
- Genoways, H. (1973). Systematics and Evolutionary Relationships of Spiny Pocket Mice, Genus *Liomys*. *Mammalogy Papers: University of Nebraska State Museum*.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. In *Evolutionary Biology* (pp. 1–84). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8\\_1](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6968-8_1)

- Giles, B. (2021). Small Mammal Community Ecology and Ectoparasite Dynamics in a Tamaulipan Thornscrub Habitat [Tesis de maestría]. Texas A&M International University.
- Giraldo, A., y Durán, L. E. G. (2011). Protocolo Para La Obtención De Datos De Mamíferos Related. Guía de inventario de la fauna silvestre Fundación Pizano. Ac Recursos Naturales. Manual de Técnicas para el estudio de la Fauna.
- Gitonga, J., Simbauni, J., y Oguge, N. (2016). International Journal of Advanced Research in Biological Sciences Effect of habitat fragmentation on some aspects of reproduction among *Praomys delectorum* Sub-Populations in the Taita and Kyulu Hills, Kenya. *Int. J. Adv. Res. Biol. Sci.*, 3(4). <http://s-o-i.org/1.15/ijarbs-2016-3-4-20>
- Goldberg, A. R., Conway, C. J., & Biggins, D. E. (2020). Flea sharing among sympatric rodent hosts: implications for potential plague effects on a threatened sciurid. *Ecosphere*, 11(2). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3033>
- Goldman, E. (1918). The Rice Rats of North America: (Genus *Oryzomys*). In *North American Fauna* (pp. 3–100). Washington Government Printing Office.
- Gómez-Ortiz, Y., y Moreno, C. E. (2017). La diversidad funcional en comunidades animales: una revisión que hace énfasis en los vertebrados. *Animal Biodiversity and Conservation*, 40(2), 165–174. <https://doi.org/10.32800/abc.2017.40.0165>
- Gómez-Rodríguez, R. A., Gutiérrez-Granados, G., Montiel-Parra, G., Rodríguez-Moreno, Á., y Sánchez-Cordero, V. (2015). Diversity and Coexistence of Ectoparasites in Small Rodents in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*, 47(4), 484–490. <https://doi.org/10.1111/btp.12229>
- Gonçalves, F., Bovendorp, R. S., Beca, G., Bello, C., Costa-Pereira, R., Muylaert, R. L., Rodarte, R. R., Villar, N., Souza, R., Graipel, M. E., Cherem, J. J., Faria, D., Baumgarten, J., Alvarez, M. R., Vieira, E. M., Cáceres, N., Pardini, R., Leite, Y. L. R., Pires Costa, L., ... Galetti, M. (2016). ATLANTIC MAMMAL TRAITS: A dataset of morphological traits of mammals in the Atlantic Forest of South America.
- González-Ittig, R. E., Salazar-Bravo, J., Barquez, R. M., y Gardenal, C. N. (2010). Phylogenetic relationships among species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia, Cricetidae) from Central and South America. *Zoologica Scripta*, 39(6), 511–526. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2010.00446.x>
- Greenwood, P. J. (1980). Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28(4), 1140–1162. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5)
- Gunn A, Pitt SJ. 2012. Arthropod parasites. In: *Parásitology, an integrated approach*. UK: Wiley-Blackwell. p 137- 179.
- Gutiérrez-Granados, G. (2011). Effect of logging on rodent scatter-hoarding dynamics in tropical forests: implications for plant recruitment. *Integrative Zoology*, 6(2), 74–80. doi:10.1111/j.1749-4877.2011.00234.x
- Gutiérrez-Granados, G., y Dirzo, R. (2021). Logging drives contrasting animal body-size effects on tropical forest mammal communities. *Forest Ecology and Management*, 481, 118700. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118700>
- Guzmán, C. A., Howe, H. F., Wise, D. H., Coates, R. I., & Zambrano, J. (2021). Rodent suppression of seedling establishment in tropical pasture. *Oecologia*, 195(3), 813–824. doi:10.1007/s00442-021-04858-2

- Guzmán-Cornejo, C., y Herrera Mares, A. (2021). Parásitos y pelos: historias de la selva de Chamela. *Revista Digital Universitaria*, 22(3). <https://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2021.22.3.2>
- Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., Acosta-Gutiérrez, R., Falcón-Ordaz, J., y León-Paniagua, L. (2012a). Metazoarios parásitos de *Tlacuatzin canescens* y *Marmosa mexicana* (Mammalia: Didelphimorphia) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2). <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.2.951>
- Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., Acosta-Gutiérrez, R., Falcón-Ordaz, J., y León-Paniagua, L. (2012b). Metazoarios parásitos de *Tlacuatzin canescens* y *Marmosa mexicana* (Mammalia: Didelphimorphia) de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(2). <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2012.2.951>
- Guzmán-Cornejo, C., Herrera-Mares, A., Ugalde-Medina, A., López-Pérez, A. M., del Castillo-Martínez, L., Acosta-Gutiérrez, R., Cabrera-Garrido, M., y Morales-Malacara, J. B. (2020). Arthropods Associated with Mammals. Their Importance as Part of the Richness in a Biosphere Reserve in Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 57(3), 780–787. <https://doi.org/10.1093/jme/tjz237>
- Guzmán-Cornejo, C., Robbins, R. G., Guglielmone, A. A., Montiel-Parra, G., Rivas, G., y Pérez, T. M. (2016). The Dermacentor (Acari, Ixodida, Ixodidae) of Mexico: hosts, geographical distribution, and new records. *ZooKeys*, 569, 1–22. <https://doi.org/10.3897/zookeys.569.7221>
- Guzmán-Soriano, D., Retana Guiascón, O. G., y Cú-Vizcarra, J. D. (2013). Lista de los mamíferos terrestres del estado de Campeche, México. *ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (N.S.)*, 29(1), 105–128. <https://doi.org/10.21829/azm.2013.291389>
- Hames, R. S., Rosenberg, K. v., Lowe, J. D., y Dhondt, A. A. (2001). Site reoccupation in fragmented landscapes: testing predictions of metapopulation theory. *Journal of Animal Ecology*, 70(2), 182–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2001.00482.x>
- Hamidi, K., y Bueno-Marí, R. (2021). Host-ectoparasite associations; the role of host traits, season and habitat on parasitism interactions of the rodents of northeastern Iran. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 24(1), 308–319. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.12.009>
- Hannibal, W., Cunha, N. L. da, Figueiredo, V. V., Teresa, F. B., y Ferreira, V. L. (2020). Traits reveal how habitat-quality gradients structure small mammal communities in a fragmented tropical landscape. *Austral Ecology*, 45(1), 79–88. <https://doi.org/10.1111/aec.12831>
- Harris, P. D., Paziewska, A., Zwolińska, L., & Siński, E. (2009). Seasonality of the ectoparasite community of woodland rodents in a Mazurian Forest, Poland. *Wiadomosci Parazytologiczne*, 55(4), 377–388.
- Hatcher, M. J., Dick, J. T., y Dunn, A. M. (2012). Diverse effects of parasites in ecosystems: linking interdependent processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(4), 186–194. <https://doi.org/10.1890/110016>
- Helm, J. D. (1975). Reproductive Biology of *Otodylomys* (Cricetidae). *Journal of Mammalogy*, 56(3), 575–590. doi:10.2307/1379470
- Hernández-Betancourt, S. F., Cimé Pool, J. A., Medina-Peralta, S., y González-Villanueva, M. L. (2008). Fluctuación poblacional de *Otodylomys phyllotis* Merriam, 1901 (Rodentia: Muridae) en una selva mediana subcaducifolia del Sur de Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 24(2). <https://doi.org/10.21829/azm.2008.242711>
- Hernández-Betancourt, S.F., Gómez González, J., Cimé Pool, J. A., Medina Peralta, S., y Euán Canul, C. M.. (2005). First report of use of land snails for *Heteromys gaumeri* (Rodentia: Heteromyidae) in a subdeciduous forest in Yucatán, México. *Acta zoológica mexicana*, 21(2), 155-156.
- Hernández-Betancourt, S., López-Wilchis, E., Cimé-Pool, J. A. C., y Peralta, S. M. (2003). Área de actividad, movimiento y organización social de *Heteromys gaumeri* en una selva mediana subcaducifolia de

- Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Epoca)*, 6(1), 5–18.  
<https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2002.6.1.103>
- Hernández-Betancourt, S., Medina Peralta, S., Chablé-Santos, J., Sélem-Salas, C. I., González-Pérez, M. P., Canseco-Balam, L., y Góngora-Salinas, J. (2012). Riqueza Y Abundancia De Pequeños Roedores En Dos Agroecosistemas Y Un Acahual Presentes En La Reserva Cuxtal, Mérida Yucatán [Small Rodents' Richness And Abundance In Two Agroecosystems And A Secondary Dry Forest (Acahual) In The Cuxtal Reserve, Yucatan, Mexico]. In *Tropical and Subtropical Agroecosystems* (Vol. 15).
- Hernández-Huerta, A., Sosa, V. J., Aranda, J. M., y Bello, J. (2000). Records of Small Mammals in the Calakmul Biosphere Reserve, Yucatán Peninsula. In *Source: The Southwestern Naturalist* (Vol. 45, Issue 3). <https://about.jstor.org/terms>
- Hernández-Huerta, A., Sosa, V. J., Aranda, J. M., y Bello, J. (2000). Records of Small Mammals in the Calakmul Biosphere Reserve, Yucatan Peninsula. *The Southwestern Naturalist*, 45(3), 340.  
<https://doi.org/10.2307/3672840>
- Herrera-Mares, A., Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., Rebollo-Hernández, A., León-Paniagua, L., del Castillo-Martínez, L., Montiel-Parra, G., y Ríos-Sais, G. (2022). Acari (Parasitiformes and Acariformes) From Mexico: Analysis of Their Geographical and Host Distribution in Rodentia (Cricetidae). *Journal of Medical Entomology*. <https://doi.org/10.1093/jme/tjac135>
- Hoffman, A. (1990). *Los trombicúlidos de México* (UNAM. Instituto de Biología, Ed.; 2nd ed.). Publicaciones Especiales.
- Hoffmann, A., Decher, J., Rovero, F., Schaer, J., Voigt, C., y Wibbelt, G. (2010). Field Methods and Techniques for Monitoring Mammals. In *Manual on Field Recording Techniques and Protocols for All Taxa Biodiversity Inventories*. ABC Taxa.
- Holland, G. J., y Bennett, A. F. (2007). Occurrence of small mammals in a fragmented landscape: The role of vegetation heterogeneity. *Wildlife Research*, 34(5), 387–397.  
<https://doi.org/10.1071/WR07061>
- Honorato, R., Crouzeilles, R., Ferreira, M. S., & Grelle, C. E. V. (2015). The effects of habitat availability and quality on small mammals abundance in the Brazilian Atlantic Forest. *Natureza & Conservação*, 13(2), 133–138. doi:10.1016/j.ncon.2015.11.010
- Horvarth, A., March, I. J., y Wolf, J. H. D. (2001). Rodent Diversity and Land Use in Montebello, Chiapas, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36(3), 169–176.  
<https://doi.org/10.1076/snfe.36.3.169.2130>
- Howe, H. F., y Davlantes, J. (2017). Waxing and waning of a cotton rat (*Sigmodon toltecus*) monoculture in early tropical restoration. *Tropical Conservation Science*, 10.  
<https://doi.org/10.1177/1940082917704772>
- Hu, C. K., y Hoekstra, H. E. (2017). *Peromyscus* burrowing: A model system for behavioral evolution. *Seminars in Cell y Developmental Biology*, 61, 107–114. doi:10.1016/j.semcdb.2016.08.001
- Hugot, J. P., Baujard, P., y Morand, S. (2001). Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: An overview. *Nematology*, 3(3), 199–208. <https://doi.org/10.1163/156854101750413270>
- Hulbert, I. A. R., y Boag, B. (2001). The potential role of habitat on intestinal helminths of mountain hares, *Lepus timidus*. *Journal of Helminthology*, 75(4), 345–349.  
<https://doi.org/10.1017/S0022149X0100052X>

- Hurtado, N. (2021). A new species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia: Cricetidae) from Peru. *Journal of Mammalogy*, 102(3), 931–946. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyab030>
- Islam, M. M., Farag, E., Mahmoudi, A., Hassan, M. M., Atta, M., Mostafavi, E., Alnager, I. A., Farrag, H. A., Eljack, G. E. A., Bansal, D., Haroun, M., Abdeen, R., Al-Romaihi, H., Al-Zeyara, A. A., Almalki, S. A., y Mkhize-Kwitshana, Z. (2021). Morphometric Study of *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, and *Rattus rattus* in Qatar. *Animals*, 11(8), 2162. <https://doi.org/10.3390/ani11082162>
- Itzá-Ortiz, M. F., van Wynsberghe, N. R., Sosa-Bibiano, E. I., y Andrade-Narváez, F. J. (2011). Reproductive characteristics of a captive Colony of big-eared climbing rats (*Otodylomys phyllotis*). *Lab Animal*, 40(8), 246–251. <https://doi.org/10.1038/lab0811-246>
- Izá, J. (2010). Las garrapatas exófilas como vectores de agentes patógenos en garrapatas y micromamífero zoonóticos: estudio sobre la abundancia y actividad de las garrapatas en la vegetación [Tesis de doctorado]. Universidad de León.
- Jiménez, D. (2016). Pequeños mamíferos no voladores en áreas sometidas a restauración pasiva y activa en la reserva de Yotoco, Valle del Cauca [Tesis de Licenciatura]. Universidad Nacional de Colombia.
- Jones, J. Knox., Genoways, H. H., y Smith, J. D. (1974). Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, Mexico. III. Marsupiala, Insectivora, Primates, Edentata, Lagomorpha /. Texas Tech University, Museum,. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.156595>
- Jones, K., y Law, C. J. (2018). Differentiation of craniomandibular morphology in two sympatric *Peromyscus* mice (Cricetidae: Rodentia). *Mammal Research*, 63(3), 277–283. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0364-2>
- Juan, E. E., Provensal, M. C., y Steinmann, A. R. (2018). Space Use and Social Mating System of the Hantavirus Host, *Oligoryzomys longicaudatus*. *EcoHealth*, 15(1), 96–108. <https://doi.org/10.1007/s10393-017-1301-6>
- Kaluz, S. K., Hung, N. M., Capek, M., y Literak, I. (2016). Two new species and new records of chiggers (Acari: *Leeuwenhoekiiidae*, and *Trombiculidae*) from birds in Vietnam; *Zootaxa*, 4061(5), 483. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4061.5.2>
- Kaminskienė, E., Radzijeuskaja, J., Stanko, M., Balčiauskas, L., & Paulauskas, A. (2020). Associations between different Laelapidae (Mesostigmata: Dermanyssoidea) mites and small rodents from Lithuania. *Experimental and Applied Acarology*. doi:10.1007/s10493-020-00493-3 10.1007/s1049
- Kelly, M. J., y Caro, T. (2003). Low density of small mammals at Las Cuevas, Belice. *Mammalian Biology*, 68(6), 372–386. <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00106>
- Kiene, F., Andriatsitohaina, B., Ramsay, M. S., Rakotondramanana, H., Rakotondravony, R., Radespiel, U., y Strube, C. (2020). Forest edges affect ectoparasite infestation patterns of small mammalian hosts in fragmented forests in Madagascar. *International Journal for Parasitology*, 50(4), 299–313. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.01.008>
- Kiffner, C., Stanko, M., Morand, S., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I., Laudisoit, A., Leirs, H., Hawlena, H., y Krasnov, B. R. (2014). Variable effects of host characteristics on species richness of flea infracommunities in rodents from three continents. *Parasitology Research*, 113(8), 2777–2788. <https://doi.org/10.1007/s00436-014-3937-2>

- Kim, K. C. (2006). Blood-sucking lice (Anoplura) of small mammals: True parasites. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 141–160). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_9](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_9)
- Kincaid, W., y Cameron G.N. 1985. Interactions of cotton rats with a patchy environment: Dietary responses and habitat selection. *Ecology* 66:1769-1783.
- Kirwan, A. P., Middleton, B., & McGarry, J. W. (1998). Diagnosis and prevalence of *Leporacarus gibbus* in the fur of domestic rabbits in the UK. *The Veterinary Record*, 142(1), 20–21. <https://doi.org/10.1136/vr.142.1.20>
- Kissling, W. D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B., Sandom, C., Trøjelsgaard, K., y Svenning, J. (2014). Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. *Ecology and Evolution*, 4(14), 2913–2930. <https://doi.org/10.1002/ece3.1136>
- Klein, A., Zimmermann, E., Radespiel, U., Schaarschmidt, F., Springer, A., y Strube, C. (2018). Ectoparasite communities of small-bodied Malagasy primates: Seasonal and socioecological influences on tick, mite, and lice infestation of *Microcebus murinus* and *M. ravelobensis* in northwestern Madagascar. *Parasites and Vectors*, 11(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3034-y>
- Klein, G. P., y Cameron, G. N. (2012). Effect of habitat gradients on space use by white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Journal of Mammalogy*, 93(3), 706–715. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-258.1>
- Klinger, R. (2006). The interaction of disturbances and small mammal community dynamics in a lowland forest in Belize. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1227–1238. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01158.x>
- Koch, H. G., y Hair, J. A. (1975). The Effect of Host Species on the Engorgement, Molting Success, and Molted Weight of the Gulf Coast Tick, *Amblyomma Maculatum* Koch (Acarina: Ixodidae)1. *Journal of Medical Entomology*, 12(2), 213–219. <https://doi.org/10.1093/jmedent/12.2.213>
- Kotler, B. P., Brown, J. S., Smith, R. J., Wirtz, W. O., Wirtz, W. O., Kotler, I. I., Smith, J. S., y And Wirtz, R. J. (1988). Nordic Society Oikos The Effects of Morphology and Body Size on Rates of Owl Predation on Desert Rodents The effects of morphology and body size on rates of owl predation on desert rodents. In *Oikos* (Vol. 53, Issue 2).
- Krasnov, B., Khokhlova, I., y Shenbrot, G. (2002). The effect of host density on ectoparasite distribution: an example of a rodent parasitized by fleas. In *Ecology* (Vol. 83, Issue 1).
- Krasnov, B., Morand, S., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., y Poulin, R. (2006). Resource predictability and host specificity in fleas: the effect of host body mass. *Parasitology*, 133(01), 81. <https://doi.org/10.1017/S0031182006000059>
- Krasnov, B. R., Poulin, R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D., y Khokhlova, I. S. (2004). Ectoparasitic “Jacks-of-All-Trades”: Relationship between Abundance and Host Specificity in Fleas (Siphonaptera) Parasitic on Small Mammals. *The American Naturalist*, 164(4), 506–516. <https://doi.org/10.1086/423716>
- Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., y Poulin, R. (2005). Abundance patterns and coexistence processes in communities of fleas parasitic on small mammals. *Ecography*, 28(4), 453–464. [doi:10.1111/j.0906-7590.2005.04182.x](https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.04182.x)
- Kunz, T., Wemmer, C., y Hayssen, V. (1996). Sex, age, and reproductive condition of mammals. In *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for mammals* (pp. 279–290).

- Lackey, J. A. 1976. Reproduction, growth, and development in the Yucatan deer mouse, *Peromyscus yucatanicus*. *Journal of Mammalogy* 57:638-655.
- Lareschi, M. (2004). Ectoparásitos Asociados a Machos y Hembras de *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Muridae). Estudio comparativo en la Selva Marginal del río de La Plata, Argentina. In *Rev. Soc. Entomol. Argent* (Vol. 63, Issue 4).
- Lareschi, M., y Krasnov, B. R. (2010). Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: The effect of host species, locality, and season. *Medical and Veterinary Entomology*, 24(3), 284–292. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2915.2010.00880.x>
- Laurance, W. (1991). Ecological Correlates of Extinction Proneness in Australian Tropical Rain Forest Mammals. *Conservation Biology*, 5(1), 79–89. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00390.x>
- Laurance, W. F. (1990). Comparative Responses of Five Arboreal Marsupials to Tropical Forest Fragmentation. *Journal of Mammalogy*, 71(4), 641–653. <https://doi.org/10.2307/1381805>
- Lawlor, T. E. (1969). A Systematic Study of the Rodent Genus *Otodylomys*. *Journal of Mammalogy*, 50(1), 28. <https://doi.org/10.2307/1378627>
- Lawlor, T. E. (1982). *Otodylomys phyllotis*. 3(181), 1–3. <https://doi.org/10.2307/3503849/2600070>
- Legendre, P., y Anderson, M. J. (1999). Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. In *Ecological Monographs* (Vol. 69, Issue 1).
- Lehtonen, J. T., Mustonen, O., Ramiarinjanahary, H., Niemelä, J., y Rita, H. (2001). Habitat use by endemic and introduced rodents along a gradient of forest disturbance in Madagascar. *Biodiversity and Conservation*, 10(7), 1185–1202. <https://doi.org/10.1023/A:1016687608020>
- Leirs, H., y Singleton, G. R. (2006). Parasites and pest population management. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 565–591). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_26](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_26)
- Lidicker, Jr., W. Z. (1999). Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 14(4), 333–343. <https://doi.org/10.1023/A:1008056817939>
- Light, J. E., & Hafner, M. S. (2008). Codivergence in Heteromyid Rodents (Rodentia: Heteromyidae) and Their Sucking Lice of the Genus *Fahrenholzia* (Phthiraptera: Anoplura). *Systematic Biology*, 57(3), 449–465. doi:10.1080/10635150802169610
- Light, J. E., Smith, V. S., Allen, J. M., Durden, L. A., & Reed, D. L. (2010). Evolutionary history of mammalian sucking lice (Phthiraptera: Anoplura). *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 292. doi:10.1186/1471-2148-10-292
- Light, J. E., Durden, L. A., y OConnor, B. M. (2020). Checklist of ectoparasites of cricetid and heteromyid rodents in México. *Therya*, 11(1), 79–136. <https://doi.org/10.12933/therya-20-785>
- Liljeström, G. G., y Lareschi, M. (2018). Predicting species richness of ectoparasites of wild rodents from the Río de la Plata coastal wetlands, Argentina. *Parásitology Research*, 117(8), 2507–2520. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5940-5>
- Linardi, P. M., Botelho, J. R., Rafael, J. A., Valle, C. M. C., Cunha, A. da, y Machado, P. A. R. (1991). Ectoparásitos de pequenos mamíferos da Ilha de Maracá, Roraima, Brasil. I. Ectoparásitofauna, registros geográficos e de hospedeiros. *Acta Amazonica*, 21(0), 131–140. <https://doi.org/10.1590/1809-43921991211140>
- Linardi, P. M., Botelho, J. R., Ximénez, A., y Padovani, C. R. (1991). Notes on Ectoparasites of Some Small Mammals from Santa Catarina State, Brazil. *Journal of Medical Entomology*, 28(1), 183–185. <https://doi.org/10.1093/jmedent/28.1.183>

- Lindenmayer, D. B., y Cunningham, R. B. (1997). Patterns of co-occurrence among arboreal marsupials in the forests of central Victoria, southeastern Australia. *Austral Ecology*, 22(3), 340–346. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1997.tb00680.x>
- Lindstedt, S. L., Miller, B. J., y Buskirk, S. W. (1986). Home Range, Time, and Body Size in Mammals. *Ecology*, 67(2), 413–418. <https://doi.org/10.2307/1938584>
- Lira, A. F. D. A., y Tizo-Pedroso, E. (2017). Report of *Sphenochernes camponoti* (Beier, 1970) (Pseudoscorpiones, Chernetidae) in phoresy on Fanniidae (Diptera). *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 39(4), 449. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsoci.v39i4.36373>
- Loomis R. B. 1969. Chiggers (Acarina, Trombiculidae) from vertebrates of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas* 50: 1–22.
- López-Pérez, A. M., Chaves, A., Sánchez-Montes, S., Foley, P., Uhart, M., Barrón-Rodríguez, J., Becker, I., Suzán, G., y Foley, J. (2022). Diversity of rickettsiae in domestic, synanthropic, and sylvatic mammals and their ectoparasites in a spotted fever-epidemic region at the western US-Mexico border. *Transboundary and Emerging Diseases*, 69(2), 609–622. <https://doi.org/10.1111/tbed.14027>
- López-Pérez, A. M., Pesapane, R. I., Clifford, D. L., Backus, L. I., Foley, P., Voll, A., Bassini SilvaID, R., y FoleyID, J. (2022). Host species and environment drivers of ectoparasite community of rodents in a Mojave Desert wetlands. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0269160>
- Lorenzo, C., Carrillo-Reyes, A., Rioja-Paradela, T., Sántiz-López, E., y Bolaños-Citalán, J. (2019). Projected impact of global warming on the distribution of two pocket mouse species with implications on the conservation of *Heteromys nelsoni* (Rodentia: Heteromyidae). *Revista de Biología Tropical*, 67(6). <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i6.36321>
- Loureiro, L. O., Gregorin, R., y Perini, F. A. (2018). Diversity, morphological phylogeny, and distribution of bats of the genus *Molossus* E. Geoffroy, 1805 (Chiroptera, Molossidae) in Brazil. *Zoosystema*, 40(sp1), 425. <https://doi.org/10.5252/zoosystema2018v40a18>
- Lumer, C. y Schoer, R.D. (1986) Pollination of *Blakea austin-smithii* and *Blakea penduliflora* (Melastomataceae) by Small Rodents in Costa Rica. *Biotropica* 18: 363–364.
- Lundqvist, L., Brinck-Lindroth, G., Lundqvist, L., y Brinck-Lindroth, G. (1990). Patterns of coexistence: ectoparasites on small mammals in northern Fennoscandia. In *Holarctic Ecology* (Vol. 13).
- Maaz, D., Krücken, J., Blümke, J., Richter, D., McKay-Demeler, J., Matuschka, F.-R., ... von Samson-Himmelstjerna, G. (2018). Factors associated with diversity, quantity and zoonotic potential of ectoparasites on urban mice and voles. *Plos One*, 13(6), e0199385. doi:10.1371/journal.pone.0199385
- Mabry, K. E., & Barrett, G. W. (2002). Effects of corridors on home range sizes and interpatch movements of three small mammal species. *Landscape Ecology*, 17(7), 629–636. doi:10.1023/a:1021545419534
- MacSwiney, G., Hernández-Betancourt, S., Panti-May, J., y Pech-Canché, J. (2012). Ecología poblacional del ratón yucateco *Peromyscus yucatanicus* (Rodentia: Cricetidae) en las selvas de Quintana Roo, México. In F. Cervantes y C. Ballesteros-Barrera (Eds.), *Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos* (I, pp. 237–246).
- MacSwiney G., M. C., Hernández-Betancourt, S., y Avila-Flores, R. (2009). *Otonyctomys hatti* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 825, 1–5. <https://doi.org/10.1644/825.1>
- Madinah, A., Fatimah, A., Mariana, A., y Abdullah, M. T. (2011). Ectoparasites of small mammals in four localities of wildlife reserves in Peninsular Malaysia. *The Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, 42(4), 803–813.

- Maestri, R., Patterson, B. D., Fornel, R., Monteiro, L. R., y de Freitas, T. R. O. (2016). Diet, bite force and skull morphology in the generalist rodent morphotype. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2191–2204. <https://doi.org/10.1111/jeb.12937>
- Maroli, M., Crosignani, B., Piña, C. I., Coelho, R., Martínez, V. P., y Gómez Villafañe, I. E. (2020). New data about home range and movements of *Oligoryzomys flavescens* (Rodentia: Cricetidae) help to understand the spread and transmission of Andes virus that causes Hantavirus Pulmonary Syndrome. *Zoonoses and Public Health*, 67(3), 308–317. doi:10.1111/zph.12690
- Marshall, A. G. (1981). The sex ratio in ectoparasitic insects. In *Ecological Entomology* (Vol. 6).
- Martínez, E., y Galindo-Leal, C. (2002). La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Botanical Sciences*, 71, 7–32. <https://doi.org/10.17129/botsci.1660>
- Martínez-Gallardo R, Sánchez-Cordero V (1997) Historia natural de algunas especies de mamíferos terrestres. In: González SE, Dirzo R, Vogt R (eds) Historia natural de los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 25–31
- MacMillen, R. E., y Hinds, D. S. (1983). Water Regulatory Efficiency in Heteromyid Rodents: A Model and Its Application. *Ecology*, 64(1), 152–164. doi:10.2307/1937337
- McShea, W. J., Stewart, C., Peterson, L., Erb, P., Stuebing, R., y Gimán, B. (2009). The importance of secondary forest blocks for terrestrial mammals within an Acacia/secondary forest matrix in Sarawak, Malaysia. *Biological Conservation*, 142(12), 3108–3119. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.08.009>
- Medellín, R. (1992). Community ecology and conservation of mammals in a Mayan tropical rainforest and abandoned agricultural fields [Tesis de doctorado]. University of Florida.
- Medina-Vogel, G. (2010). Ecología de enfermedades infecciosas emergentes y conservación de especies silvestres. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 42(1). <https://doi.org/10.4067/S0301-732X2010000100003>
- Medvedev, S. G., y Krasnov, B. R. (2006). Fleas: Permanent satellites of small mammals. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 161–177). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_10](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_10)
- Meikle, D. and K. Powers 2011. "Sigmodon hispidus" (On-line), Animal Diversity Web. [https://animaldiversity.org/accounts/Sigmodon\\_hispidus/](https://animaldiversity.org/accounts/Sigmodon_hispidus/)
- Mejia, A. 2019. "Peromyscus yucatanicus" (On-line), Animal Diversity Web. [https://animaldiversity.org/accounts/Peromyscus\\_yucatanicus/](https://animaldiversity.org/accounts/Peromyscus_yucatanicus/)
- Mengak, M., J. Laerm. 2007. Hispid Cotton Rat. Pp. 374-380 in M Trani, W Ford, B Chapman, eds. *The Land Managers Guide to Mammals of the South*. Atlanta: USDA Forest Service and The Nature Conservancy.
- Miljutin, A. (2008). Trends of Specialisation in Rodents: the Five-toed Jerboas, Subfamily Allactaginae (Dipodoidea, Rodentia). *Acta Zoologica Lituonica*, 18(4), 228–239. <https://doi.org/10.2478/v10043-008-0033-9>
- Miljutin, A., y Lehtonen, J. T. (2008). Probability of competition between introduced and native rodents in Madagascar: An estimation based on morphological traits. *Estonian Journal of Ecology*, 57(2), 133. <https://doi.org/10.3176/eco.2008.2.05>
- Miller, J. H., Behrensmeyer, A. K., Du, A., Lyons, S. K., Patterson, D., Tóth, A., Villaseñor, A., Kanga, E., y Reed, D. (2014). Ecological fidelity of functional traits based on species presence-absence in a modern mammalian bone assemblage (Amboseli, Kenya). *Paleobiology*, 40(4), 560–583. <https://doi.org/10.1666/13062>

- Miller, L. M., y Anderson, S. (1977). Bodily Proportions of Uruguayan Myomorph Rodents. American Museum Noiltates published by the American Museum of Natural History. APR 1 8 REC'.
- Mize, E. L., Tsao, J. I., y Maurer, B. A. (2011). Habitat correlates with the spatial distribution of ectoparasites on *Peromyscus leucopus* in southern Michigan. *Journal of Vector Ecology*, 36(2), 308–320. <https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2011.00171.x>
- Mohd-Taib, F. S., Asyikha, R., y Nor, S. M. (2021). Small mammal assemblages and their ectoparasite prevalence (Acarina) in mangrove forests of peninsular malaysia. *Tropical Zoology*, 34(1), 24–43. <https://doi.org/10.4081/TZ.2021.78>
- Møller, A. P., Dufval, R., y Allander, K. (1993). Parasites and the Evolution of Host Social Behavior. In *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 22, Issue C, pp. 65–102). [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60405-2](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60405-2)
- Monteiro Vieira, E., y Monteiro-Filho, E. L. A. (2003). Vertical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19(05), 501–507. <https://doi.org/10.1017/S0266467403003559>
- Montiel, G., Paredes-León, R., y Pérez, T. M. (2009). Nuevos registros de ácaros asociados a las aves y reptiles de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA) México Phylogenetic systematics of selected taxa of mites associated to Mexican herpetozoos. View project. <https://www.researchgate.net/publication/282356153>
- Mora, M., Olivares, A., y Vasallo, A. (2003). Size, shape and structural versatility of the skull of the subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Caviomorpha): functional and morphological analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(1), 85–96. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2003.00133.x>
- Morales-Díaz, S. P., Alvarez-Añorve, M. Y., Zamora-Espinoza, M. E., Dirzo, R., Oyama, K., y Avila-Cabadilla, L. D. (2019). Rodent community responses to vegetation and landscape changes in early successional stages of tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 433, 633–644. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.037>
- Morand, S., Poulin, R., y Krasnov, B. R. (2006). Global changes and the future of micromammal-macroparasite interactions. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 617–635). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_28](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_28)
- Morand, S., Krasnov, B. R., Poulin, R., y Degen, A. A. (2007). Micromammals and macroparasites: Who is who and how do they interact? In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 3–9). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_1](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_1)
- Mortelliti, A., Santulli Sanzo, G., y Boitani, L. (2009). Species' surrogacy for conservation planning: Caveats from comparing the response of three arboreal rodents to habitat loss and fragmentation. *Biodiversity and Conservation*, 18(5), 1131–1145. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9477-2>
- Mullen, G., y OConnor, B. (2002). Mites (Acari). In *Medical and Veterinary Entomology* (pp. 449–516). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012510451-7/50025-6>
- Nagorsen, D. W., y Peterson, R. L. (1980). *Mammal collectors' manual : a guide for collecting, documenting, and preparing mammal specimens for scientific research* /. Royal Ontario Museum., <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60776>

- Nakagawa, M., Miguchi, H., y Nakashizuka, T. (2006). The effects of various forest use on small mammal communities in Sarawak, Malaysia. *Forest Ecology and Management*, 231(1–3), 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.05.006>
- Nelson, R., Cañate, R., Pascale, J. M., Dragoo, J. W., Armien, B., Armien, A. G., y Koster, F. (2010). Confirmation of Choclo virus as the cause of hantavirus cardiopulmonary syndrome and high serum antibody prevalence in Panama. *Journal of Medical Virology*, 82(9), 1586–1593. doi:10.1002/jmv.21864
- Nguyen, N. 2013. "Oryzomys couesi" (On-line), Animal Diversity Web. [https://animaldiversity.org/accounts/Oryzomys\\_couesi/](https://animaldiversity.org/accounts/Oryzomys_couesi/)
- Nikolić, T., Radišić, D., Ćosić, N., Díaz-Delgado, R., Milić, D., Vujić, A., y Ćirović, D. (2019). Landscape heterogeneity affects keystone rodent species: agro-ecological zoning for conservation of open grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 28(12), 3139–3158. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01810-y>
- Nilsson, A., y Nilsson, A. (1981). Spatial differentiation of ectoparasites on small mammals. *Holarctic Ecology* 4:3 (IV8I).
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y.-H., y Vilchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5), 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>
- Reyes-Novelo, E., Ruíz-Piña, H., Escobedo-Ortegón, J., Rodríguez-Vivas, I., Bolio-González, M., Polanco-Rodríguez, Á., & Manrique-Saide, P. (2011). Situación actual y perspectivas para el estudio de las enfermedades zoonóticas emergentes, reemergentes y olvidadas en la Península de Yucatán, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14(1), 35-54.
- Nowak, R.M. 1991. *Walker's Mammals of the World*. Fifth Edition, vol. 2. Johns Hopkins University Press: Baltimore.
- Nupp, T. E., y Swihart, R. K. (1996). Effect of forest patch area on population attributes of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in fragmented landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 74(3), 467–472. <https://doi.org/10.1139/z96-054>
- Obiegala, A., Arnold, L., Pfeffer, M., Kiefer, M., Kiefer, D., Sauter-Louis, C., y Silaghi, C. (2021). Host–parasite interactions of rodent hosts and ectoparasite communities from different habitats in Germany. *Parasites and Vectors*, 14(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04615-7>
- Onditi, K. O., Song, W. Y., Li, X. Y., Chen, Z. Z., Li, Q., He, S. W., Musila, S., Kioko, E., y Jiang, X. L. (2022). Patterns and Predictors of Small Mammal Phylogenetic and Functional Diversity in Contrasting Elevational Gradients in Kenya. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.742524>
- Otero-Jiménez, B., Vandermeer, J. H., y Tucker, P. K. (2018). Effect of coffee agriculture management on the population structure of a forest dwelling rodent (*Heteromys desmarestianus goldmani*). *Conservation Genetics*, 19(2), 495–499. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-1016-9>
- Paniccia, C., di Febbraro, M., Delucchi, L., Oliveto, R., Marchetti, M., y Loy, A. (2018). OpenMICE: an open spatial and temporal data set of small mammals in south-central Italy based on owl pellet data. *Ecology*, 99(12), 2874–2874. <https://doi.org/10.1002/ecy.2506>
- Paniccia, C., Laura Carranza, M., Frate, L., di Febbraro, M., Rocchini, D., y Loy, A. (2022). Distribution and functional traits of small mammals across the Mediterranean area: landscape composition and structure definitively matter. *Ecological Indicators*, 135, 108550. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108550>

- Panti-May, J. A., Hernández-Betancourt, S., Ruiz-Piña, H., y Medina-Peralta, S. (2012a). Abundance and population parameters of commensal rodents present in rural households in Yucatan, Mexico. *International Biodeterioration y Biodegradación*, 66(1), 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2011.10.006>
- Panti-May, J. A., Hernández-Betancourt, S., Ruiz-Piña, H., y Medina-Peralta, S. (2012b). Abundance and population parameters of commensal rodents present in rural households in Yucatan, Mexico. *International Biodeterioration y Biodegradación*, 66(1), 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2011.10.006>
- Panti-May, J. A., MacSwiney G., M. C., Hernández-Betancourt, S. F., y Valdes-Rodríguez, O. A. (2015). Reproduction and postnatal development in the Yucatan vesper mouse. *Mammalia*, 79(2), 169–176. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0130>
- Panti-May, J. A., Torres-Castro, M. A., y Hernández-Betancourt, S. F. (2021). Parásitos Zoonóticos Y Micromamíferos En La Península De Yucatán, México: Contribuciones Del Ccba, Uady. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 24(1). <https://doi.org/10.56369/tsaes.3343>
- Panti-May, J. A., Torres-Castro, M., Hernández-Betancourt, S., Dzul-Rosado, K., Zavala-Castro, J., López-Avila, K., y Tello-Martín, R. (2015). Detection of *Rickettsia felis* in Wild Mammals from Three Municipalities in Yucatan, Mexico. *EcoHealth*, 12(3), 523–527. <https://doi.org/10.1007/s10393-014-1003-2>
- Parry, L., Barlow, J., y Peres, C. A. (2007). Large-vertebrate assemblages of primary and secondary forests in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, 23(6), 653–662. <https://doi.org/10.1017/S0266467407004506>
- Peles, J. D., Bowne, D. R., y Barrett, G. W. (1999). Influence of Landscape Structure on Movement Patterns of Small Mammals. In *Landscape Ecology of Small Mammals* (pp. 41–62). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-21622-5\\_3](https://doi.org/10.1007/978-0-387-21622-5_3)
- Peng, P.-Y., Guo, X.-G., Jin, D.-C., Dong, W.-G., Qian, T.-J., Qin, F., Yang, Z.-H., y Fan, R. (2018). Landscapes with different biodiversity influence distribution of small mammals and their ectoparasitic chigger mites: A comparative study from southwest China. *PLOS ONE*, 13(1), e0189987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0189987>
- Peniche-Lara, G., Dzul-Rosado, K., Pérez-Osorio, C., y Zavala-Castro, J. (2015). *Rickettsia typhi* in rodents and *R. felis* in fleas in Yucatan as a possible causal agent of undefined febrile cases. *Revista Do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 57(2), 129–132. <https://doi.org/10.1590/S0036-46652015000200005>
- Pérez, T. M., Guzmán-Cornejo, C., Montiel-Parra, G., Paredes-León, R., y Rivas, G. (2014). Biodiversidad de ácaros en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 399–407. <https://doi.org/10.7550/rmb.36160>
- Pérez-Lustre, M., y Santos-Moreno, A. (2010). Movements and capture-recapture data analysis of the vesper rat (*Nyctomys sumichrasti*: Rodentia, Muridae) in a tropical forest in northeastern Oaxaca, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, 26(3), 627–638. <https://doi.org/10.21829/azm.2010.263804>
- Pilosof, S., Lareschi, M., y Krasnov, B. R. (2012). Host body microcosm and ectoparasite infracommunities: Arthropod ectoparasites are not spatially segregated. *Parasitology*, 139(13), 1739–1748. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001205>
- Polanco-Echeverry, D., y Ríos-Osorio, L. (2016). Aspectos biológicos y ecológicos de las garrapatas duras. *Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 17, 81–95.

- Polop, F., Sepúlveda, L., Pelliza Sbriller, A., Polop, J., & Provensal, M. C. (2014). Food habits of *Oligoryzomys longicaudatus* (Rodentia) in a steppe–forest transitional area of Argentinean Patagonia. *Ecología Austral*, 24(3), 304–310. <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.3.0.7>
- Potapova, E. G. (2020). Morphofunctional Transformations of the Jaw Muscles in Rodent Evolution. *Biology Bulletin Reviews*, 10(5), 394–406. <https://doi.org/10.1134/S2079086420050072>
- Poulin, R., Krasnov, B. R., y Morand, S. (2006). Patterns of host specificity in parasites exploiting small mammals. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 233–256). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_13](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_13)
- Price, M. V., & Heinz, K. M. (1984). Effects of Body Size, Seed Density, and Soil Characteristics on Rates of Seed Harvest by Heteromyid Rodents. *Oecologia*, 61(3), 420–425. <http://www.jstor.org/stable/4217264>
- Pruett-Jones, M., y Pruet-Jones, S. (1991). Analysis and ecological correlates of tick burdens in a New Guinea avifauna. *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution*.
- Püttker, T., Meyer-Lucht, Y., y Sommer, S. (2008). Effects of fragmentation on parasite burden (nematodes) of generalist and specialist small mammal species in secondary forest fragments of the coastal Atlantic Forest, Brazil. *Ecological Research*, 23(1), 207–215. <https://doi.org/10.1007/s11284-007-0366-z>
- Püttker, T., Bueno, A. A., de Barros, C. D. S., Sommer, S., y Pardini, R. (2013). Habitat specialization interacts with habitat amount to determine dispersal success of rodents in fragmented landscapes. *Journal of Mammalogy*, 94(3), 714–726. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-119.1>
- Ramos, C. 2008. Los hantavirus causantes de la fiebre hemorrágica con síndrome renal y del síndrome pulmonar. *Salud Pública de México* 50: 334-340.
- Rossi, R.V., R.S. Voss and D.P. Lunde. 2010. A revision of the didelphid marsupial genus *Marmosa* . Part 1. The species in Tate 's ' Mexicana ' and ' Mitis ' sections and other closely related forms. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 334: 1 – 83.
- Quintero, G., y Sánchez-Cordero, V. (1989). Estudio Del Área De Actividad De *Heteromys Desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) En Una Selva Alta Perennifolia. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool*, 60(2), 223–240.
- Quintero, M., Vargas, M., Hernández, B., García, P., y Otero, J. (2001). Ectoparasitic Mites On *Heteromys Gaumeri* In The South Of Yucatan, Mexico. In R. Halliday, E. Walter, C. Proctor, R. Norton, y E. Collof (Eds.), *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*. CSIRO publishing.
- Quintero, J. C., Londoño, A. F., Díaz, F. J., Agudelo-Flórez, P., Arboleda, M., y Rodas, J. D. (2012). Ecoepidemiología de la infección por rickettsias en roedores, ectoparásitos y humanos en el noroeste de Antioquia, Colombia. *Biomédica*, 33(0). <https://doi.org/10.7705/biomedica.v33i0.735>
- Ramírez-Bautista, A., Thorne, J. H., Schwartz, M. W., y Williams, J. N. (2020). Trait-based climate vulnerability of native rodents in southwestern Mexico. *Ecology and Evolution*, 10(12), 5864–5876. <https://doi.org/10.1002/ece3.6323>
- Ramírez-Delgado, J. P., Christman, Z., y Schmook, B. (2014). Deforestation and fragmentation of seasonal tropical forests in the southern Yucatán, Mexico (1990–2006). *Geocarto International*, 29(8), 822–841. <https://doi.org/10.1080/10106049.2013.868039>
- R Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

- Reid, F. (2009). *A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico*. Oxford University Press.
- Reperant, L. A., Hegglin, D., TANNER, I., Fischer, C., y Deplazes, P. (2009). Rodents as shared indicators for zoonotic parasites of carnivores in urban environments. *Parásitology*, 136(3), 329–337. <https://doi.org/10.1017/S0031182008005428>
- Rivas, B., y Linares, O. (2006). Cambios en la forma de la pata posterior entre roedores sigmodontinos según su locomoción y hábitat. *Mastozoología Neotropical*, 13(2), 205–215.
- Rivas-Rodríguez, B., y Linares, O. (2010). Diferenciación Morfológica En Sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) De Las Guayanas Venezolanas Con Relación A Su Locomoción Y Hábitat. *Mastozoología Neotropical*, 17(1), 97–107.
- Roberts, L., Janovy, J., y Nadler, S. (2013). *Foundations of parasitology* (9th ed.).
- Rodríguez, M. (2016). Efectos del tamaño y conectividad de los fragmentos sobre la composición de pequeños roedores en Laguna de Términos, Campeche, México. [Tesis de maestría]. El Colegio De La Frontera Sur.
- Rodríguez, D., y Ojeda, R. A. (2014). Scaling functional diversity of small mammals in desert systems. *Journal of Zoology*, 293(4), 262–270. <https://doi.org/10.1111/jzo.12142>
- Rodríguez-Rojas, J. J., Rodríguez-Moreno, Á., Sánchez-Casas, R. M., & Hernández-Escareño, J. J. (2020). Molecular Detection of *Leptospira interrogans* and *Borrelia burgdorferi* in Wild Rodents from Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. doi:10.1089/vbz.2019.2600
- Roest, A. (1991). *A key-guide to mammals skulls and lower jaws*. Mad River Press Inc.
- Rood, J. (1963). Observations on the behavior of the spiny rat *Heteromys melanoleucus* in Venezuela. *Mammalia*, 27(2). <https://doi.org/10.1515/mamm.1963.27.2.186>
- Rothschild, M. (1992). Neosomy in fleas, and the sessile life-style. *Journal of Zoology*, 226(4), 613–629. doi:10.1111/j.1469-7998.1992.tb07504.x
- Ruan-Tejeda, I., Manson, R., y Dávalos, L. (2008). Respuesta al borde en poblaciones de pequeños mamíferos en remanentes de bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz. In L. Monterrubio, E. Espinoza, y J. Ortega (Eds.), *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México II* (Vol. 1, pp. 511–530). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C.
- Ruíz-Piña, H., Van-Wynsberghe, N. R. 2002. Infección natural con *Trypanosoma cruzi* en roedores silvestres de la Península de Yucatán. VI Congreso Nacional de Mastozoología. Oaxaca, Oaxaca. Sociedad Mexicana de Mastozoología. México.
- Rynkiewicz, E. C., Hawlena, H., Durden, L. A., Hastriter, M. W., Demas, G. E., y Clay, K. (2013). Associations between innate immune function and ectoparasites in wild rodent hosts. *Parásitology Research*, 112(4), 1763–1770. <https://doi.org/10.1007/s00436-013-3335-1>
- Saézn, J. C. (1999). Movimientos y selección de microhábitat de una rata arborícola *Otodylomys phyllotis* (Rodentia: Muridae) en un bosque seco tropical. *Brenesia*, 52: 61-64.

- Salazar-Bravo, J., Armién, B., Suzán, G., Armién, A., Ruedas, L. A., Avila, M., Zaldívar, Y., Pascale, J. M., Gracia, F., y Yates, T. L. (2004). Serosurvey of Wild Rodents for Hantaviruses in Panama, 2000–2002. *Journal of Wildlife Diseases*, 40(1), 103–109. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-40.1.103>
- Samuels, J. (2009). Cranial morphology and dietary habits of rodents. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 156(4), 864–888. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00502.x>
- Samuels, J. X., y van Valkenburgh, B. (2008). Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology*, 269(11), 1387–1411. <https://doi.org/10.1002/jmor.10662>
- Sánchez-Cordero, V., Illoldi-Rangel, P., Linaje, M., Sarkar, S., y Peterson, A. T. (2005). Deforestation and extant distributions of Mexican endemic mammals. *Biological Conservation*, 126(4), 465–473. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.022>
- Sánchez-Montes, S., Guzmán-Cornejo, C., León-Paniagua, L., y Rivas, G. (2013). A checklist of sucking lice (Insecta: Phthiraptera: Anoplura) associated with Mexican wild mammals, including geographical records and a host-parasite list. *Zootaxa*, 3722(2), 183. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3722.2.4>
- Sánchez-Montes, S., Guzmán-Cornejo, C., Ramírez-Corona, F., y León-Paniagua, L. (2016). Anoplurans (Insecta: Psocodea: Anoplura) associated with rodents distributed in the neotropical region of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(2), 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.03.006>
- Sánchez-Montes, S., Colunga-Salas, P., Álvarez-Castillo, L., Guzmán-Cornejo, C., & Montiel-Parra, G. (2018). Chewing lice (Insecta: Phthiraptera) associated with vertebrates in Mexico. *Zootaxa*, 4372(1), 1–109. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4372.1.1>
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., y Sánchez-Cordero, V. (2014). Association between Small Rodents and Forest Patch and Landscape Structure in the Fragmented Lacandona Rainforest, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7(3), 403–422. <https://doi.org/10.1177/194008291400700304>
- San-José, M., y Arroyo-Rodríguez, V. (2013). Respuesta De Los Roedores A La Pérdida Y Fragmentación Del Hábitat: Un Enfoque Paisajístico En La Selva Lacandona, Chiapas [Tesis de maestría]. Universidad Nacional Autónoma De México.
- Santini, L., Moreno, D., Visconti, P., Baisero, D., Boitani, L., y Rondinini, C. (2013). Ecological correlates of dispersal distance in terrestrial mammals. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(2), 181–186.
- Santini, L., González-Suárez, M., Russo, D., González-Voyer, A., Hardenberg, A., y Ancillotto, L. (2019). One strategy does not fit all: determinants of urban adaptation in mammals. *Ecology Letters*, 22(2), 365–376. <https://doi.org/10.1111/ele.13199>
- Sarmiento-Pérez, J. C., Lorenzo, C., González-Díaz, A. A., y Hernández-Betancourt, S. F. (2020). Cranial morphological variation in a tropical rodent (Rodentia: Heteromyidae): Taxonomic implications. *Mastozoología Neotropical*, 27(2), 349–363. <https://doi.org/10.31687/saremMN.20.27.2.0.15>
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., y Margules, C. R. (1991). Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*. Vol. 5, No. 1 (Mar., 1991), pp. 18-32.
- Sauthier, U., Walter O., Abba, Agustín M., & Udrizar Sauthier, Daniel E.. (2010). Nests of *Oligoryzomys* sp. and *Holochilus brasiliensis* (Rodentia, Cricetidae) in eastern Entre Ríos Province, Argentina. *Mastozoología neotropical*, 17(1), 207-211.

- Schmidt, C. A., Engstrom, M. D., y Genoways, H. H. (1989). *Heteromys gaumeri*. *Mammalian Species*, 345, 1. <https://doi.org/10.2307/3504227>
- Schwartz, C., E. Schwartz. 1981. *The Wild Mammals of Missouri*. Columbia: University of Missouri Press.
- Shatrov, A. B., y Kudryashova, N. I. (2006). Taxonomy, life cycles and the origin of parasitism in trombiculid mites. In *Micromammals and Macroparasites* (pp. 119–140). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4_8)
- Shilereyo, M., Magige, F., Ranke, P. S., Ogutu, J. O., y Røskaft, E. (2022). Ectoparasite load of small mammals in the Serengeti Ecosystem: effects of land use, season, host species, age, sex and breeding status. *Parásitology Research*, 121(3), 823–838. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07439-1>
- Shuai, L. Y., Wang, L. Q., Wang, J. J., Xia, Y., Zhai, B. Y., Xu, W. J., Chen, X. M., Yang, X. Y., y Zhang, F. S. (2022). Ecological correlates of ectoparasite load in a rodent: Complex roles of seasonality. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 18, 244–248. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.06.006>
- Shump, K. A. (1978). Ecological Importance of Nest Construction in the Hispid Cotton Rat (*Sigmodon hispidus*). *American Midland Naturalist*, 100(1), 103. doi:10.2307/2424781
- Sinclair, A. R. E. (2003). Mammal population regulation, keystone processes and ecosystem dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 358(1438), 1729–1740. doi:10.1098/rstb.2003.1359
- Sperr, E. B., Fronhofer, E. A., & Tschapka, M. (2009). The Mexican mouse opossum (*Marmosa mexicana*) as a flower visitor at a neotropical palm. *Mammalian Biology - Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 74(1), 76–80. doi:10.1016/j.mambio.2008.08.004
- Sponchiado, J., Melo, G. L., Martins, T. F., Krawczak, F. S., Jacinavicius, F. C., Labruna, M. B., Barros-Battesti, D. M., y Cáceres, N. C. (2017). Ectoparasites of small-mammals: determinants of community structure in South American savannah. *Parásitology*, 144(4), 475–483. <https://doi.org/10.1017/S0031182016001906>
- Spotorno, A., Palma, E., y Valladares, P. (2000). Biología de roedores reservorios de hantavirus en Chile. *Revista Chilena de Infectología*, 17(3). <https://doi.org/10.4067/S0716-10182000000300003>
- Solís-Hernández, A., Rodríguez-Vivas, R. I., Esteve-Gassent, M. D., y Villegas-Pérez, S. L. (2016). Prevalencia de *Borrelia burgdorferi* sensu lato en roedores sinantrópicos de dos comunidades rurales de Yucatán, México. *Biomédica*, 36. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v36i3.3139>
- Sosa-Bibiano, E. I., Sánchez-Martínez, L. A., López-Ávila, K. B., Chablé-Santos, J. B., Torres-Castro, J. R., Fernández-Figueroa, E. A., Rangel-Escareño, C., y Loría-Cervera, E. N. (2022). *Leishmania (Leishmania) mexicana* Infection in Wild Rodents from an Emergent Focus of Cutaneous Leishmaniasis in Yucatan, Mexico. *Journal of Tropical Medicine*, 2022, 1–7. <https://doi.org/10.1155/2022/8392005>
- Sosa-Escalante, J. E., Pech-Canché, J. M., Cristina MacSwiney, M., y Hernández-Betancourt, S. (2013). Mamíferos terrestres de la península de Yucatán, México: riqueza, endemismo y riesgo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), i–xxi. <https://doi.org/10.7550/rmb.33285>
- Stevens, R. D., y Tello, J. S. (2011). Diversity begets diversity: relative roles of structural and resource heterogeneity in determining rodent community structure. *Journal of Mammalogy*, 92(2), 387–395. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-117.1>

- Suzán, G., Armién, A., Mills, J. N., Marcé, E., Ceballos, G., Ávila, M., ... Yates, T. L. (2008). Epidemiological considerations of rodent community composition in fragmented landscapes in Panama. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 684–690. doi:10.1644/07-mamm-a-015r1.1
- Tapia-Ramírez, G., Villegas-Guzmán, G. A., Lorenzo, C., y Hernández-Núñez, A. (2022). Phoretic relationship between rodents and pseudoscorpions (Arachnida) in Chiapas, México. *Therya Notes*, 3(1), 46–50. [https://doi.org/10.12933/therya\\_notes-22-68](https://doi.org/10.12933/therya_notes-22-68)
- Taraborelli, P., Corbalan, V., & Giannoni, S. (2003). Locomotion and Escape Modes in Rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology*, 109(6), 475–485. doi:10.1046/j.1439-0310.2003.00884.x
- Thomas, S. M., Soka, G. E., y Mulungu, L. S. (2022). Influence of vegetation structure, seasonality, and soil properties on rodent diversity and community assemblages in west Mount Kilimanjaro, Tanzania. *Ecology and Evolution*, 12(9). <https://doi.org/10.1002/ece3.9211>
- Thielen, D., Arends, A., Segnini, S., y Farinas, M. (1997). Selección del microhábitat por parte de *Marmosa xerophila* (Marsupialia: Didelphidae) en un ecosistema semiárido del norte de Venezuela. *Ecotropicos*, 10, 21–28.
- Tijera, C., y Escobedo-Cabrera, E. (1999). Mamíferos terrestres de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Rev. Biol. Trop*, 17(1–2), 251–262.
- Tijera-Medina, G. (2005). Metazoarios Parásitos De Algunos Roedores En La Sierra San Antonio Peña Nevada, Zaragoza, Nuevo León, México [Tesis de doctorado]. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Torres-Castro, M., Cruz-Camargo, B., Medina-Pinto, R., Reyes-Hernández, B., Moguel-Lehmer, C., Medina, R., Ortiz-Esquivel, J., Arcila-Fuentes, W., López-Ávila, A., No-Pech, H., Panti-May, A., Rodríguez-Vivas, I., y Puerto, F. I. (2018). Detección molecular de leptospiras patógenas en roedores sinantrópicos y silvestres capturados en Yucatán, México. *Biomédica*, 38, 51–58. <https://doi.org/10.7705/biomedica.v38i3.3938>
- Torres-Castro, M., Poot-Pérez, M., Moguel-Lehmer, C., Reyes-Hernández, B., Panti-May, A., Noh-Pech, H., Hernández-Betancourt, S., Medina-Espinosa, N., y Puerto, F. I. (2017). Detección molecular de Flavivirus en sueros sanguíneos de roedores capturados en Yucatán, México. *Revista de Investigaciones Veterinarias Del Perú*, 28(2), 431. <https://doi.org/10.15381/rivep.v28i2.12053>
- Umetsu, F., y Pardini, R. (2007). Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology*, 22(4), 517–530. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9041-y>
- Utrera, A., Duno, G., Ellis, B. A., Salas, R. A., de Manzione, N., Fulhorst, C. F., Tesh, R. B., y Mills, J. N. (2000). Small Mammals In Agricultural Areas Of The Western Llanos Of Venezuela: Community Structure, Habitat Associations, And Relative Densities. *Journal of Mammalogy*, 81(2), 536–548. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0536:SMIAAO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0536:SMIAAO>2.0.CO;2)
- Van Wynsberghe, N. R., Canto-Lara, S. B., Sosa-Bibiano, E. I., Rivero-Cárdenas, N. A., y Andrade-Narváez, F. J. (2009). Comparison of small mammal prevalence of *Leishmania* (*Leishmania*) *mexicana* in five foci of cutaneous leishmaniasis in the State of Campeche, Mexico. *Revista Do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 51(2), 87–94. <https://doi.org/10.1590/S0036-46652009000200006>
- Vargas-Contreras, J. A., Medellín, R. A., Escalona-Segura, G., y Interián-Sosa, L. (2009). Vegetation complexity and bat-plant dispersal in Calakmul, Mexico. *Journal of Natural History*, 43(3–4), 219–243. <https://doi.org/10.1080/00222930802478651>

- Vázquez, L. B., Medellín, R. A., y Cameron, G. N. (2000). Population And Community Ecology Of Small Rodents In Montane Forest Of Western Mexico. *Journal of Mammalogy*, 81(1), 77–85. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081<0077:PACEOS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081<0077:PACEOS>2.0.CO;2)
- Vázquez, D. P., Poulin, R., Krasnov, B. R., y Shenbrot, G. I. (2005). Species Abundance and the Distribution of Specialization in Host-Parasite Interaction Networks. *Source: Journal of Animal Ecology*, 74(5), 946–955. <https://doi.org/10.1111/j>
- Veitch, J. S. M., Bowman, J., y Schulte-Hostedde, A. I. (2020). Parasite species co-occurrence patterns on *Peromyscus*: Joint species distribution modelling. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 12, 199–206. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2020.04.011>
- Vera y Conde, C. F., y Rocha, C. F. D. (2006). Habitat disturbance and small mammal richness and diversity in an Atlantic rainforest area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66(4), 983–990. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842006000600005>
- Verde Arregoitia, L. D., Fisher, D. O., y Schweizer, M. (2017). Morphology captures diet and locomotor types in rodents. *Royal Society Open Science*, 4(1). <https://doi.org/10.1098/rsos.160957>
- Verde Arregoitia, L. D., y D'Elía, G. (2021). Classifying rodent diets for comparative research. *Mammal Review*, 51(1), 51–65. <https://doi.org/10.1111/mam.12214>
- Vetter, D., Hansbauer, M. M., Végvári, Z., y Storch, I. (2011). Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: A quantitative review. *Ecography*, 34(1), 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06453.x>
- Villalobos-Cuevas, V. A., Weber, M., Lareschi, M., y Acosta, R. (2016a). Pulgas parásitas de mamíferos pequeños y medianos de Calakmul, Campeche, México y nuevos registros de localidades. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(4), 1372–1378. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.09.009>
- Villalobos-Cuevas, V. A., Weber, M., Lareschi, M., y Acosta, R. (2016b). Pulgas parásitas de mamíferos pequeños y medianos de Calakmul, Campeche, México y nuevos registros de localidades. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(4), 1372–1378. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.09.009>
- Villegas-Guzmán, Gabriel A., y Hernández-Betancourt, Silvia. (2006). Pseudoscorpiones foréticos de roedores en México. *Acta zoológica mexicana*, 22(1), 141-143. [tp://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0065-17372006000100014&lng=es&tyng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0065-17372006000100014&lng=es&tyng=es).
- Voss, R. 2013. "Marmosa mexicana" (On-line), Animal Diversity Web. [https://animaldiversity.org/accounts/Marmosa\\_mexicana/](https://animaldiversity.org/accounts/Marmosa_mexicana/)
- Waladde, S. M., Young, A. S., y Morzaria, S. P. (1996). Artificial feeding of ixodid ticks. *Parasitology Today*, 12(7), 272–278. [https://doi.org/10.1016/0169-4758\(96\)10027-2](https://doi.org/10.1016/0169-4758(96)10027-2)
- Walker, E. D., Stobierski, M. G., Poplar, M. L., Smith, T. W., Murphy, A. J., Smith, P. C., Schmitt, S. M., Cooley, T. M., y Kramer, C. M. (1998). Geographic Distribution of Ticks (Acari: Ixodidae) in Michigan, with Emphasis on *Ixodes scapularis* and *Borrelia burgdorferi*. *Journal of Medical Entomology*, 35(5), 872–882. <https://doi.org/10.1093/jmedent/35.5.872>
- Walter, D. E., y Proctor, H. C. (2013). Animals as Habitats. In *Mites: Ecology, Evolution y Behaviour* (pp. 341–422). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-7164-2\\_9](https://doi.org/10.1007/978-94-007-7164-2_9)

- Walter, E., y Proctor, H. (2013). *Mites: ecology, evolution, and behaviour*. Oxford University Press.
- Wegner, J., y Merriam, G. (1990). Use of spatial elements in a farmland mosaic by a Woodland Rodent. *Biological Conservation*, 54(3), 263–276. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90056-U](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90056-U)
- Witt, E. (2001). *Seed Dispersal by Small Terrestrial Mammals in Shaded Coffee Farms in Chiapas, México* [Tesis de maestría]. University of Michigan.
- Wolfe, J. L. (1985). Population ecology of the Rice rat (*Oryzomys palustris*) in a coastal marsh. *Journal of Zoology*, 205(2), 235–244. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb03531.x>
- Wolff, J. O. (1999). Behavioral Model Systems. In *Landscape Ecology of Small Mammals* (pp. 11–40). Springer New York. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-21622-5\\_2](https://doi.org/10.1007/978-0-387-21622-5_2)
- Wolff, J. O. (2007). Social biology of rodents. *Integrative Zoology*, 2(4), 193–204. <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2007.00062.x>
- Wu, Q., Richard, M., Rutschmann, A., Miles, D. B., y Clobert, J. (2019). Environmental variation mediates the prevalence and co-occurrence of parasites in the common lizard, *Zootoca vivipara*. *BMC Ecology*, 19(1), 44. <https://doi.org/10.1186/s12898-019-0259-3>
- Young, C. J., y J. K. Jones. 1983. *Peromyscus yucatanicus*. *Mammalian Species* 196:1–3.
- Young, H. S., Mccauley, D. J., Dirzo, R., Goheen, J. R., Agwanda, B., Brook, C., Rola-Castillo, E. O., Ferguson, A. W., Kinyua, S. N., McDonough, M. M., Palmer, T. M., Pringle, R. M., Young, T. P., y Helgen, K. M. (2015). Context-dependent effects of large-wildlife declines on small-mammal communities in central Kenya. *Ecological Applications*, 25(2), 348–360. <https://doi.org/10.1890/14-0995.1>
- Zaragoza-Quintana, E. P., Pech-Canché, J. M., Sosa-Escalante, J. E., Hernández-Betancourt, S. F., León-Paniagua, L. S., y MacSwiney G., M. C. (2016). Small rodents in the Yucatan Peninsula: knowledge and perspectives in 114 years of research. *Therya*, 7(2), 299–314. <https://doi.org/10.12933/therya-16-367>
- Zaragoza-Quintana, E. P., Rodríguez-Santiago, N. V., Hernández-Betancourt, S. F., León-Paniagua, L. S., y MacSwiney G., M. C. (2022). Abundance, micro habitat and feeding of *Peromyscus yucatanicus* and *Peromyscus mexicanus* in the Mexican tropics. *Therya*, 13(2), 129–142. <https://doi.org/10.12933/therya-22-1189>
- Zaragoza-Quintana, E. P., Rodríguez-Santiago, N. V., Hernández-Betancourt, S., León-Paniagua, L., y MacSwiney, M. C. G. (2021a). Microhábitat and diet composition of the Yucatán vesper mouse, *Otonyctomys hatti*, in southeastern Mexico. *Mammalian Biology*, 101(6), 1133–1140. <https://doi.org/10.1007/s42991-021-00139-w>
- Zarza, H., Ceballos, G., & Steele, M. (2003). *Marmosa canescens*. *Mammalian Species*. <https://doi.org/10.1644/0.725.1>
- Zarza, H., Medellín, R. A., y Pérez, S. (2003). First record of the yucatan deer mouse, *Peromyscus yucatanicus* (Rodentia: Muridae) from Guatemala. *The Southwestern Naturalist*, 48(2), 310–312. doi:10.1894/0038-4909(2003)048<0310:frotyd>2.0.co

## BIBLIOGRAFÍA

**Apéndice 1.** Atributos funcionales considerados para evaluar la respuesta de los pequeños mamíferos ante la variación en la vegetación y el paisaje además de la variación del ectoparasitismo entre especies.

Tipo de atributo Funcional / dimensión Rasgo (unidad, fuente)	<i>MARMEX</i>	<i>HETGAU</i>	<i>OTOPHY</i>	<i>PERYUC</i>	<i>SIGTOL</i>	<i>ORYCOU</i>	<i>OLIFUL</i>	Interpretación
<i>Atributos de historia natural</i>								
<i>Reproducción</i>								
Duración de la gestación (día, SI)	14	35	52	30	27	24	22	(E) Períodos de gestación más largos comprometen la supervivencia de las crías y el éxito reproductivo en ambientes heterogéneos, dada la reducción de la tasa de movimiento y el acceso a los recursos alimenticios por parte de las hembras gestantes.
Tamaño de la camada (crías por camada, SI)	11	4	2	3	6	4	4	(E) Tamaños de camada más grandes son ventajosos en hábitats heterogéneos, dado el incremento del éxito reproductivo y la posibilidad de dispersión de las crías. (P) Tamaños de camada más grandes tienen mayores niveles de prevalencia dada la facilitación de transmisión y oferta de alimento (piel muerta, secreciones glandulares) de las crías para los ectoparásitos nidícolas.
<i>Nicho trófico</i>								
Gremio alimenticio (, SI)	Insectívoro	Granívoro	Folívoro	Granívoro	Omnívoro	Omnívoro	Omnívoro	(E) Las especies granívoras y frugívoras se ven mayormente afectadas ante las perturbaciones dada la reducción de especies de

								árboles específicas que son importantes dentro de sus dietas, en comparación a las especies omnívoras, las cuales tienen una dieta más diversificada que les permite adaptarse a hábitats heterogéneos.
<b>Nicho espacial</b>								
Estrato de forrajeo primario (, SI)	Arborícola	Terrestre	Semi-arborícola	Semi-arborícola	Terrestre	Semiacuático	Semi-arborícola	(E) Las especies arborícolas y semi-arborícolas se ven mayormente afectadas por la perturbación dada la pérdida de especies de árboles o reducción de sus estratos de forrajeo principales, lo cual implica la reducción de sus recursos alimenticios y sitios de anidación. (P) Los hospederos terrestres tendrán mayores abundancias de ectoparásitos, dado el aumento de la tasa de encuentro en el manto y el sotobosque, ya que el estrato de forrajeo determinará la posibilidad de encontrar diferentes tipos de ectoparásitos.
Rango hogareño (m <sup>2</sup> , SI)	1297	1650	2539	5000	4000	3700	4000	(E) Las especies con rangos hogareños más pequeños serán más sensibles ante la perturbación, dada la formación de parches y barreras físicas que los obliguen a amplificar sus rangos hogareños. (P) Rangos hogareños más largos pueden incrementar la abundancia de ectoparásitos dada la facilitación de su transmisión por el incremento en las tasas de contacto directo y solapamiento de territorios con otras especies o congéneres.
Localización primaria del nido (, SI)	Árbol	Orificio	Orificio	Madriguera	Orificio	Orificio	Árbol	(E) Especies con nidos ubicados en los árboles serán más susceptibles ante la perturbación dada la pérdida

								de las especies que utilizan como sitios principales de anidamiento. (P) Especies con nidos terrestres y subterráneos tendrán una mayor abundancia de ectoparásitos, dada la oferta alimenticia para larvas de pulgas y otros ácaros nidícolas como los laelápidos.
<b>Atributos morfológicos</b>								
<b>Tamaño</b>								
Masa corporal (g, FM)	51.75 (5)	59 (152)	69 (98)	26.5 (12)	68.5 (8)	34 (3)	13 (2)	(E) Especies mejor adaptadas tendrán masas corporales más grandes dada su capacidad de alimentarse de una mayor gama de recursos alimenticios en ambientes heterogéneos. (P) Masas corporales más grandes tendrán una mayor abundancia de ectoparásitos dada la disponibilidad de una mayor cantidad de espacio y recursos para los ectoparásitos.
Longitud total (mm, FM)	291.75 (5)	260.55 (148)	249.27 (112)	177.37 (13)	202.5 (8)	196 (2)	160 (2)	(P) Longitudes corporales mayores ofrecerán una mayor oferta de nichos espaciales para diferentes grupos de ectoparásitos, lo cual facilitará su coexistencia.
<b>Cabeza</b>								
Amplitud del arco cigomático (mm, SI)	19.05	16.1	19.48	13.9	23	16	13.26	(E) Especies frugívoras y granívoras tendrán arcos cigomáticos más anchos y serán mayormente afectadas por las perturbaciones en comparación con especies insectívoras, dada la pérdida de sus recursos alimenticios en hábitats heterogéneos.
<b>Partes posteriores</b>								
Longitud de la pata (mm, FM)	19.35(5)	33.4 (152)	25.03 (114)	21.78 (13)	27.66 (8)	27 (2)	16 (2)	(E) Las especies arborícolas y semiacuáticas tendrán una pata posterior más larga y serán más

								sensibles ante la perturbación por causa de la reducción de las especies de árboles importantes en su éxito reproductivo.
<b>Cola</b>								
Longitud de la cola (mm, FM)	184.25(5)	148.32 (147)	130.31 (112)	95.95 (13)	92.91 (8)	128 (2)	104 (2)	(E) Las especies arborícolas tendrán mayores longitudes de cola en comparación a las especies terrestres, semiacuáticas y semiarborícolas. Estas especies se verán mayormente afectadas por los eventos de perturbación dada su dependencia de los árboles y su estructura.

**Especies:** *Marmosa mexicana* (MARMEX), *Heteromys gaumeri* (HETGAU), *Ototylomys phyllotis* (OTOPHY), *Peromyscus yucatanicus* (PERYUC), *Sigmodon toltecus* (SIGTOL), *Oryzomys couesi* (ORYCOU), *Oligoryzomys fulvescens* (OLIFUL). La **Duración de la gestación** se expresa en días de embarazo y el **Tamaño de la camada** corresponde al número promedio de crías por camada (Gómez-Ortiz y Moreno, 2017; Castillo-Figueroa y Pérez- Torres, 2021). El **Gremio alimenticio** corresponde al tipo de recurso alimenticio que comprendió más del 50% de la dieta de la especie, en donde una dieta principalmente compuesta por: frutas, flores, néctar, hongos (Frugívoro), semillas (Granívoro), insectos o artrópodos (Insectívoro), hojas o pasto (Folívoro). Cuando más de un tipo de recurso alimenticio comprende más del 50% de la dieta, se clasificó como “omnívoro” (Kissling et al. 2014; Verde Arregoitia et al. 2017). El **Estrato primario de forrajeo** fue tomado como el espacio en donde la especie desarrolla la mayoría de sus actividades de forrajeo en donde las especies que forrajean principalmente en el suelo son “Terrestre”, principalmente en los árboles o en el dosel “Arborícola”, en el dosel y en el suelo “Semiarborícola” y principalmente en zonas inundables “Semiacuático” (Rivas-Rodríguez y Linares, 2010; Carvalho-Coutinho y Alves de Oliveira, 2017; Culhane et al. 2022). El **Rango hogareño** fue considerado como el área promedio donde la especie desarrolla la mayoría de sus actividades ecológicas (Burt, 1943). La **Localización primaria del nido** se clasificó como el lugar en donde la especie prefiere anidar, siendo este espacio en los árboles “Árbol”, sobre el suelo, entre las rocas, arbustos o troncos caídos “Orificio” y subterráneo “Madriguera” siguiendo a Culhane et al. (2022). Para el caso de la **Masa corporal** y los demás rasgos morfológicos (**Longitud total, Arco cigomático, Largo de pata posterior, Longitud de la cola**), se presenta el promedio la especie. En el caso de las medidas tomadas en campo, se consideraron los dos sexos excluyendo a hembras embarazadas y juveniles. Las medidas consideradas como amplitud del arco cigomático en la literatura fueron en base a los trabajos de Roest, (1991); Mora et al. (2003); Loureiro et al. (2018) and Islam et al. (2021). La columna de “interpretación” describe la posible asociación del atributo de la especie como respuesta a la variación ambiental (E), también como su susceptibilidad ante el ectoparasitismo (P). La fuente de obtención corresponde a medida en campo (FM) o información secundaria (SI). **Nota:** Ante la ausencia de estudios publicados relacionados con el rango hogareño de las especies *M. mexicana*, *P. yucatanicus*, *O. couesi* y *O. fulvescens*, se usaron los datos de sus congéneres más cercanos. De igual forma, algunos datos para *Sigmodon toltecus*, como el estrato primario de forrajeo, la localización primaria del nido, el rango hogareño y la amplitud del arco cigomático fueron tomadas de estudios realizados en su pariente más cercano *S. hispidus*, quien fue inicialmente considerado como la única especie de este género en México y luego redistribuido por análisis moleculares.

**Apéndice 2a.** Ejes de las ordenaciones de escalamiento multidimensional no métrico NMDS para resumir las variaciones en los predictores del hábitat por sitio

SITIO	ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN		COMPOSICIÓN DEL SOTOBOSQUE	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Cao1	-0.436	-0.602	-2.932	7.122
Cao2	-0.031	0.219	-10.304	0.494
CCol	0.127	-0.569	-6.345	2.020
CNor	0.441	-0.566	-4.950	-2.710
CRej	-0.785	-0.303	-14.734	2.113
K120	1.283	0.221	6.976	6.648
NBe1	-0.262	0.486	15.492	-2.571
NBe2	0.635	0.037	15.006	2.701
RCa1	0.203	-0.068	34.148	-4.811
RCa2	-0.028	1.058	-8.901	-3.670
RCa3	-0.822	0.574	-13.979	-6.316
SRos	0.084	-0.071	-13.584	-3.219
VNov	-0.409	-0.417	4.107	2.198

**Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRej); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov).

**Apéndice 2b.** Coeficientes de correlación de Spearman para los parámetros del hábitat.

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN	Valor de R y P	
	Axis 1	Axis 2
SpN	-0.019; 0.950	-0.097; 0.753
IndN	<b>0.751; 0.003</b>	0.206; 0.499
NBr	<b>0.861; &lt;0.001</b>	-0.055; 0.858
Bar	<b>-0.492; 0.087</b>	<b>0.759; 0.003</b>
CanopyH	<b>-0.960; &lt;0.001</b>	0.200; 0.511
PAI	-0.363; 0.223	-0.319; 0.288
UVD	-0.369; 0.215	<b>-0.528; 0.064</b>
LiD	-0.338; 0.258	<b>-0.770; 0.002</b>
<b>COMPOSICIÓN DEL SOTOBOSQUE</b>		
BGr%	<b>0.907; &lt;0.001</b>	0.143; 0.641
DBL%	<b>0.876; &lt;0.001</b>	0.179; 0.558
Lit%	<b>-0.977; &lt;0.001</b>	-0.211; 0.487
Rock%	0.227; 0.455	-0.473; 0.102
Grass%	0.388; 0.190	0.059; 0.846
UWP%	<b>0.720; 0.006</b>	<b>0.818; 0.001</b>

**Estructura de la vegetación:** Número de especies (SpN), Número de árboles (IndN), Número de ramas (NBr), Área basal (Bar), Altura de los árboles emergentes (CanopyH), Plant Area Index (PAI), Densidad del sotobosque (UVD) y profundidad del mantillo (LiD). **Composición del sotobosque:** Suelo desnudo (BGr%), Ramas caídas y troncos (DBL%), Cobertura del mantillo (Lit%), Rocas (Rock%), Pastos (Grass%), y cobertura de leñosas (UWP%). Las relaciones significativas (valor de  $p \leq 0.05$ ) aparecen en negrita y las relaciones marginales ( $0.05 < \text{valor de } p \leq 0.10$ ) aparecen en negrita y cursiva.

**Apéndice 3a.** Ejes de las ordenaciones de escalamiento multidimensional no métrico NMDS para resumir las variaciones en los predictores del paisaje por sitio

Escala	Paisaje																	
	Composición						Configuración						Fragmentos del bosque semidecidual					
	1000m		2000m		3000m		1000m		2000m		3000m		1000m		2000m		3000m	
Sitios de muestreo	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Cao1	-45.929	9.421	-30.386	9.264	-32.899	2.161	-0.529	-0.684	-0.302	-0.294	-0.246	-0.650	-0.038	0.386	-0.008	-0.289	-0.052	-0.316
Cao2	57.789	-4.922	47.932	-6.073	48.781	-3.653	0.617	-0.393	0.672	-0.260	0.767	-0.254	-0.656	-0.336	0.380	-0.290	0.182	-0.437
Ccol	-38.842	8.914	-29.025	12.352	-25.451	15.286	-0.291	0.121	-0.048	0.252	-0.242	0.472	0.209	0.147	-0.338	0.282	-0.352	0.351
CNor	11.278	-3.002	6.016	-0.167	1.073	-3.439	-0.055	0.346	0.123	0.258	-0.070	0.379	0.698	-0.681	-0.364	0.390	-0.298	0.392
CRej	-40.848	-2.572	-26.844	-7.884	-25.885	-12.500	-0.720	0.192	-0.837	0.311	-0.620	-0.090	0.071	0.241	-0.120	-0.094	-0.108	-0.120
K120	-37.375	19.248	-17.781	14.868	-9.290	11.181	-0.207	0.319	-0.285	0.206	-0.334	0.044	0.010	0.504	-0.261	0.044	-0.217	-0.011
NBe1	63.547	0.416	49.124	-2.904	46.200	-4.439	0.824	-0.273	0.713	-0.172	0.822	0.000	-0.799	-0.263	1.194	0.424	0.351	-0.067
NBe2	-30.148	28.525	-20.289	23.549	-26.023	19.832	-0.422	0.085	-0.597	-0.230	-0.230	0.089	0.253	0.062	-0.212	0.029	-0.255	0.154
RCa1	38.201	-16.251	16.579	-18.166	9.419	22.327	0.044	0.194	-0.068	-0.184	-0.059	0.024	0.472	-0.406	-0.160	0.124	-0.163	0.057
RCa2	63.765	0.025	54.756	-2.340	52.015	-8.367	1.336	0.155	1.187	0.378	0.835	0.113	-0.919	-0.164	0.347	-0.406	1.265	0.277
RCa3	41.868	4.828	22.634	5.656	23.277	-4.404	0.256	0.030	0.182	-0.083	0.116	-0.126	0.242	-0.104	-0.107	-0.152	-0.042	-0.258

SRos	-56.184	-60.273	-57.578	-34.882	-41.658	-36.481	-0.737	-0.268	-0.750	0.096	-0.680	-0.123	-0.039	0.465	-0.104	-0.183	-0.110	-0.057
Vnov	-27.122	15.643	-15.138	6.728	-19.558	2.496	-0.116	0.175	0.009	-0.277	-0.056	0.120	0.495	0.151	-0.247	0.121	-0.201	0.035

**Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRej); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov).

**Apéndice 3b.** Coeficientes de correlación de Spearman para los parámetros del paisaje.

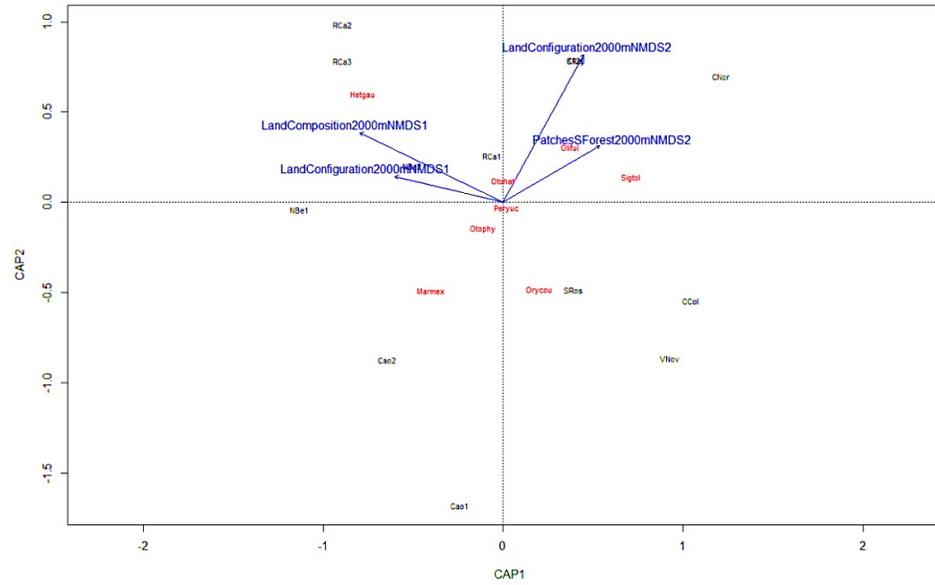
Paisaje	Escala espacial					
	1000m		2000m		3000m	
Composición	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
AFi	<b>-0.961; &lt;0.001</b>	0.060; 0.844	<b>-0.895; &lt;0.001</b>	0.022; 0.943	<b>-0.795; 0.001</b>	-0.176; 0.563
SFF	<b>-0.679; 0.011</b>	<b>0.718; 0.006</b>	<b>-0.674; 0.012</b>	<b>0.779; 0.002</b>	<b>-0.718; 0.005</b>	<b>0.535; 0.057</b>
SFo	<b>0.978; &lt;0.001</b>	-0.241; 0.426	<b>0.994; &lt;0.001</b>	-0.197; 0.517	<b>0.939; &lt;0.001</b>	-0.131; 0.668
Tfo	-0.082; 0.789	0.406; 0.168	-0.335; 0.263	0.159; 0.603	-0.175; 0.565	0.467; 0.107
<b>Configuración</b>						
CLUMPY	0.027; 0.929	-0.027; 0.929	-0.247; 0.415	<b>-0.577; 0.039</b>	0.148; 0.628	<b>-0.934; &lt;0.001</b>
IJI	<b>-0.515; 0.071</b>	<b>0.652; 0.016</b>	<b>-0.746; 0.003</b>	<b>0.495; 0.085</b>	<b>-0.829; &lt;0.001</b>	0.076; 0.802
MESH	<b>0.912; &lt;0.001</b>	-0.060; 0.845	<b>0.840; &lt;0.001</b>	-0.093; 0.762	<b>0.851; &lt;0.001</b>	-0.175; 0.565
ENN	<b>-0.913; &lt;0.001</b>	-0.228; 0.453	<b>-0.910; &lt;0.001</b>	-0.203; 0.505	<b>-0.751; 0.003</b>	-0.390; 0.186
<b>Fragmentos del bosque semidecidual</b>						
AREA	-0.197; 0.517	<b>-0.829; &lt;0.001</b>	<b>1.000; &lt;0.001</b>	0.098; 0.748	<b>1.000; &lt;0.001</b>	-0.230; 0.448
ED	<b>0.972; &lt;0.001</b>	-0.209; 0.494	<b>-0.489; 0.090</b>	<b>0.637; 0.019</b>	<b>-0.571; 0.041</b>	<b>0.791; 0.001</b>
	<b>0.747; 0.003</b>	<b>-0.615; 0.025</b>	0.274; 0.364	<b>0.664; 0.013</b>	0.269; 0.373	<b>0.598; 0.030</b>

SHAPE						
-------	--	--	--	--	--	--

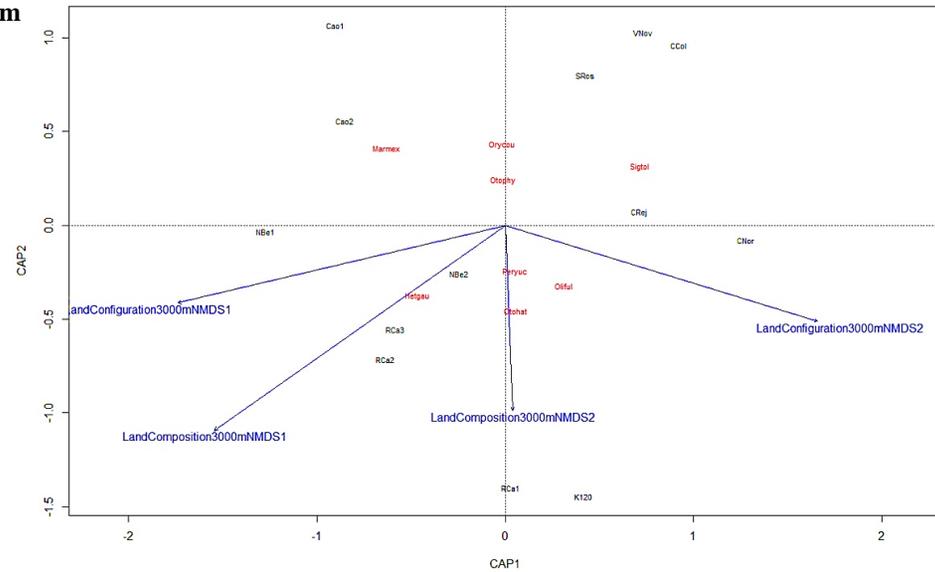
**Composición:** Zonas de cultivo (AFi), Bosque secundario (SFF), Bosque semideciduo (SFo) y Bosque espinoso (Tfo). **Configuración:** índice de agregación (CLUMPY), índice de interpersión y yuxtaposición (IJI), índice del número efectivo de malla (MESH) e índice de distancia al vecino más cercano (ENN). **Configuración de los fragmentos del bosque semideciduo:** Área promedio (AREA), Densidad de borde (ED) e índice de área (SHAPE). Las relaciones significativas (valor de  $p \leq 0.05$ ) aparecen en negrita y las relaciones marginales ( $0.05 < \text{valor de } p \leq 0.10$ ) aparecen en negrita y cursiva.

**Apéndice 4.** Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de los pequeños mamíferos ante los predictores ambientales

**a) Escala del paisaje a los 2000m**

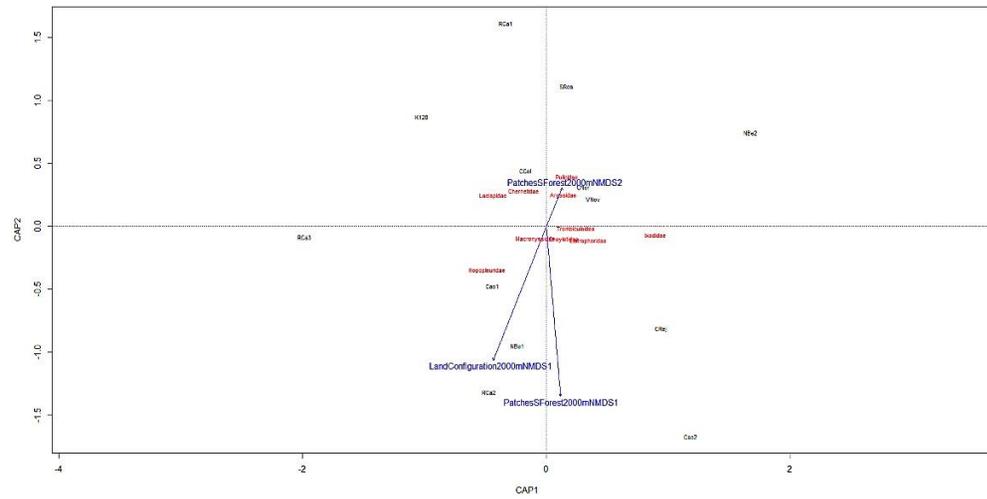


**b) Escala del paisaje a los 3000m**

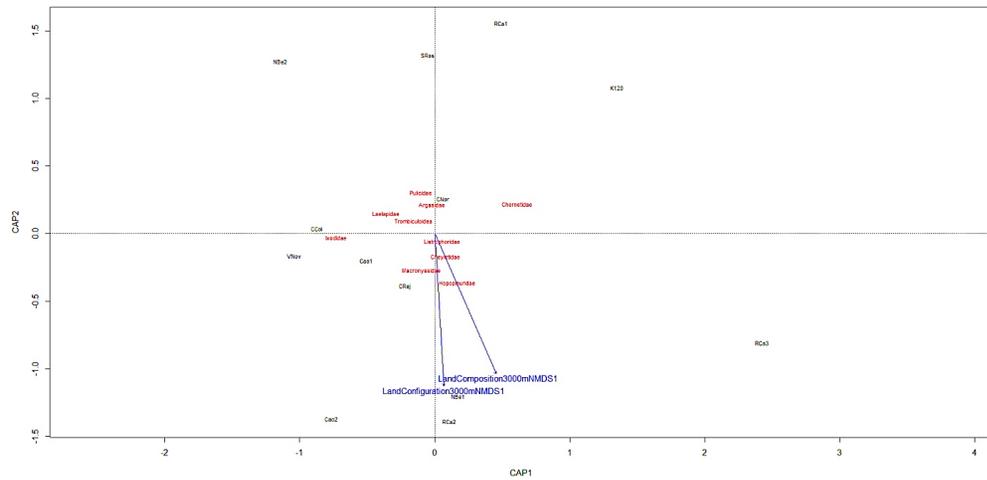


**Apéndice 5.** Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de las familias de ectoparásitos ante los predictores ambientales

**a) Escala del paisaje a los 2000m**

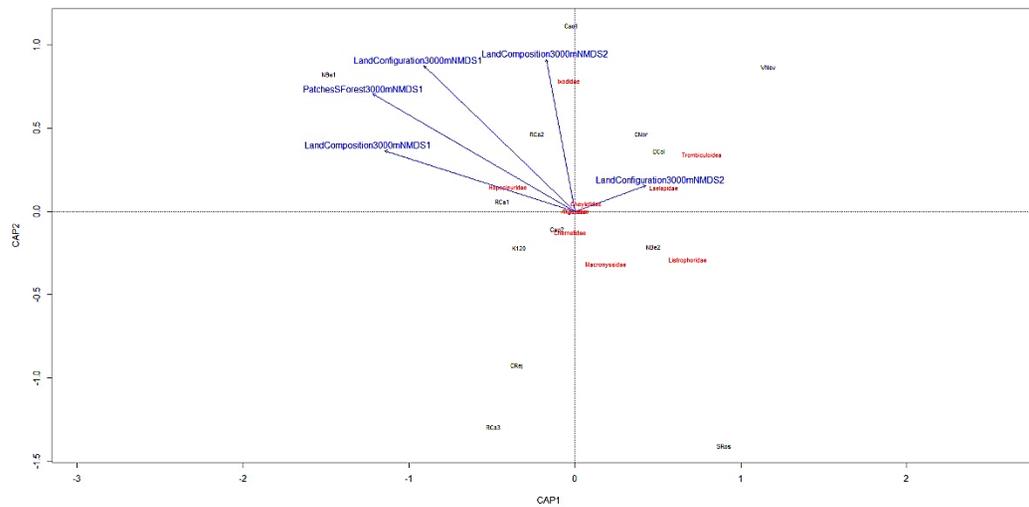
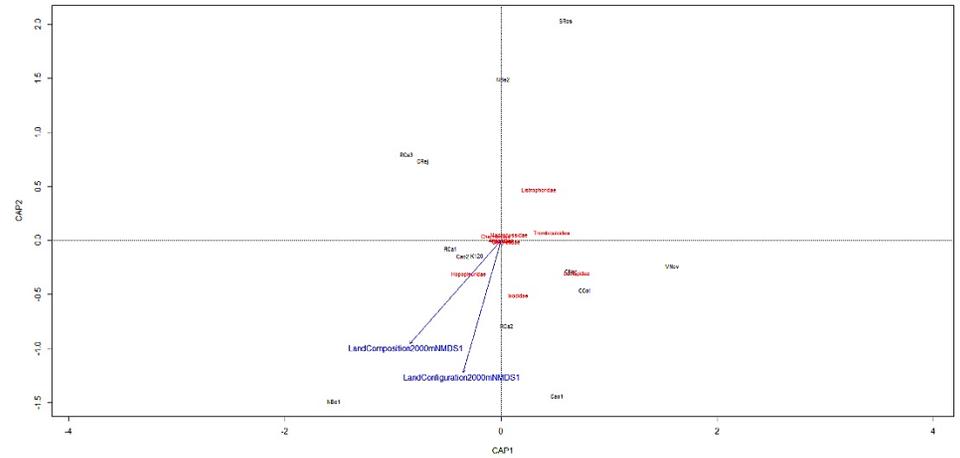
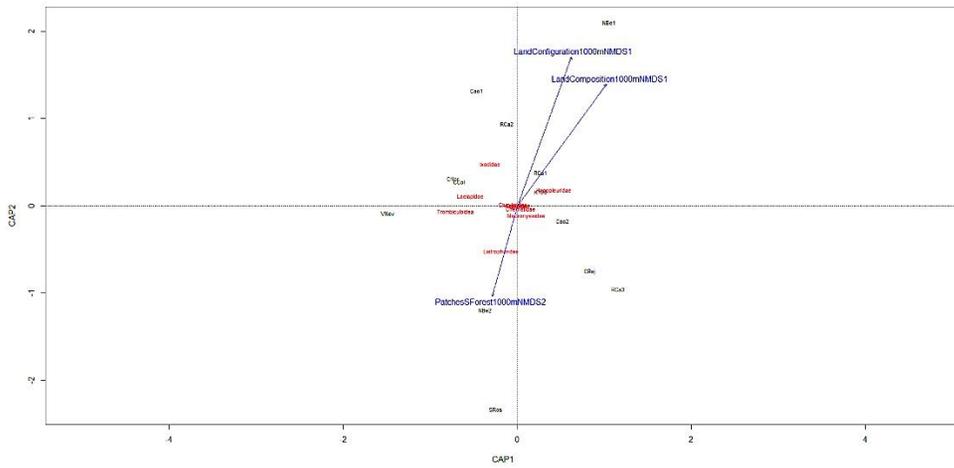


**b) Escala del paisaje a los 3000m**

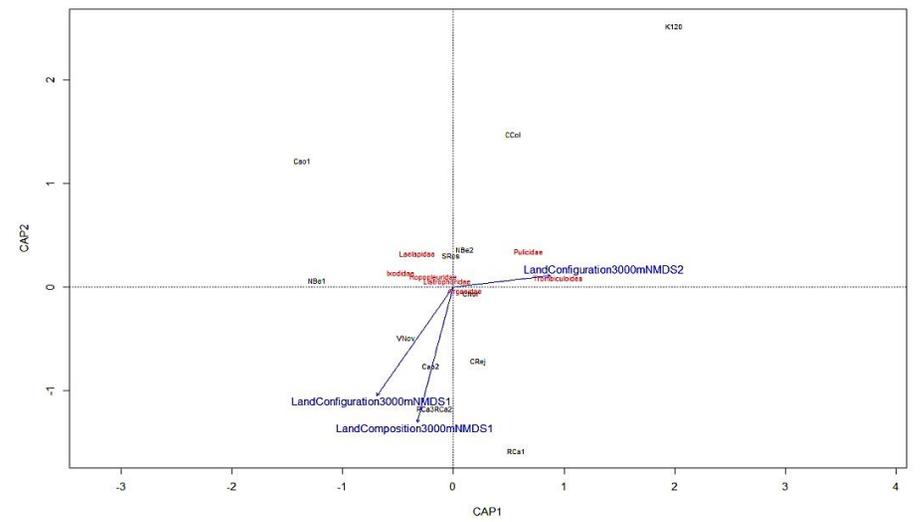
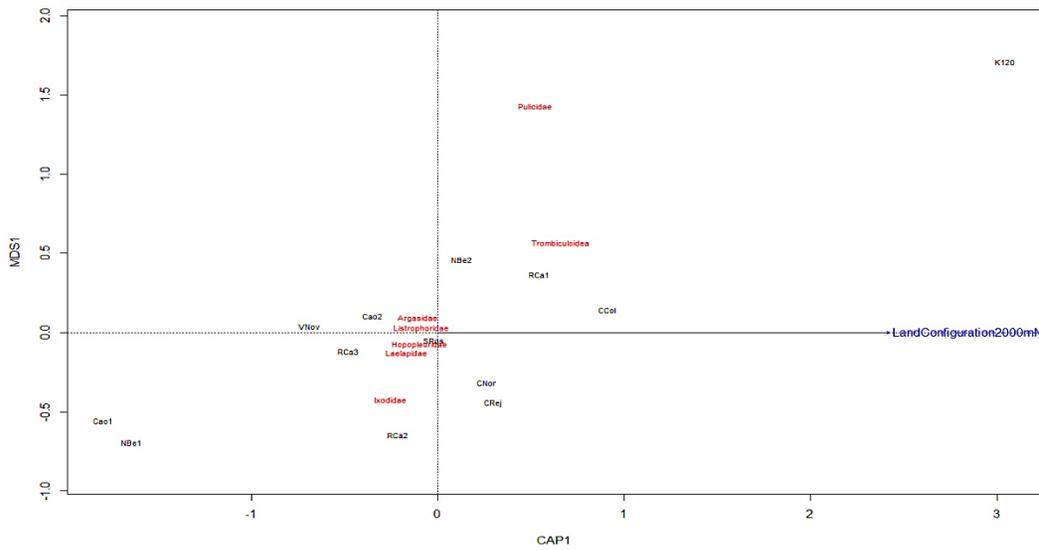
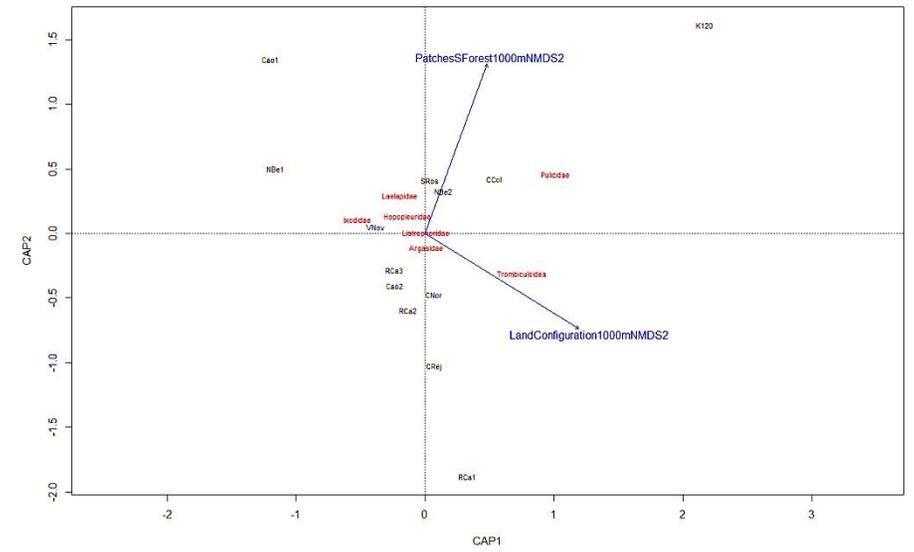
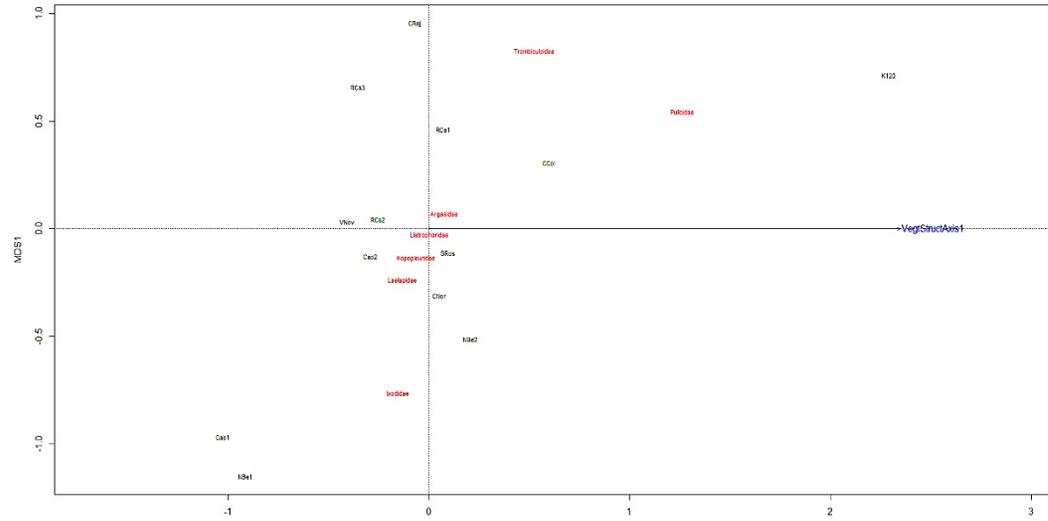


**Apéndice 6 .** Análisis de redundancia basado en distancias para evaluar la respuesta de las familias de ectoparásitos encontradas en las dos especies más frecuentes ante los predictores ambientales

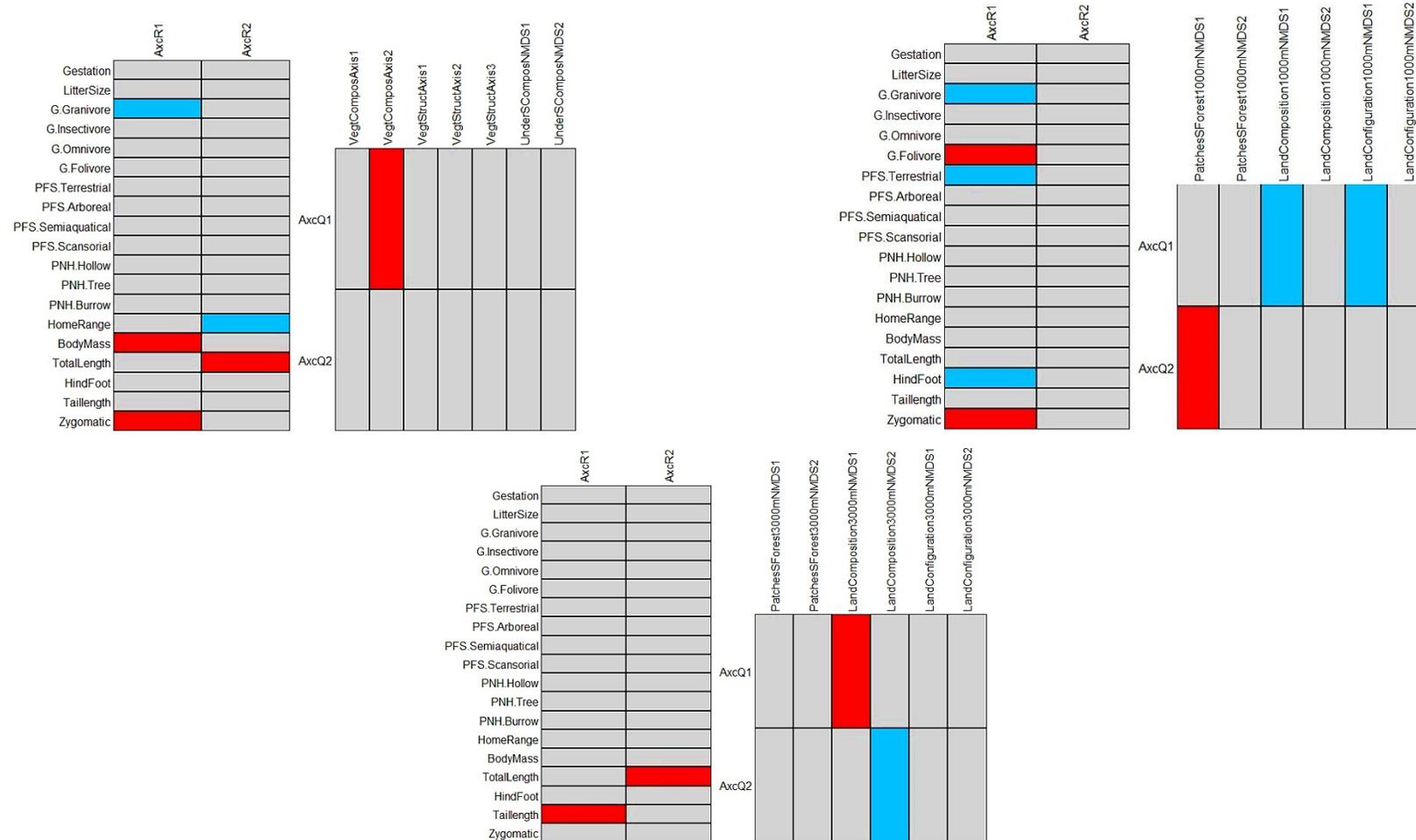
**a) Análisis de las familias de ectoparásitos encontradas en *Heteromys gaumeri***



**b) Análisis de las familias de ectoparásitos encontradas en *Ototylomys phyllotis***

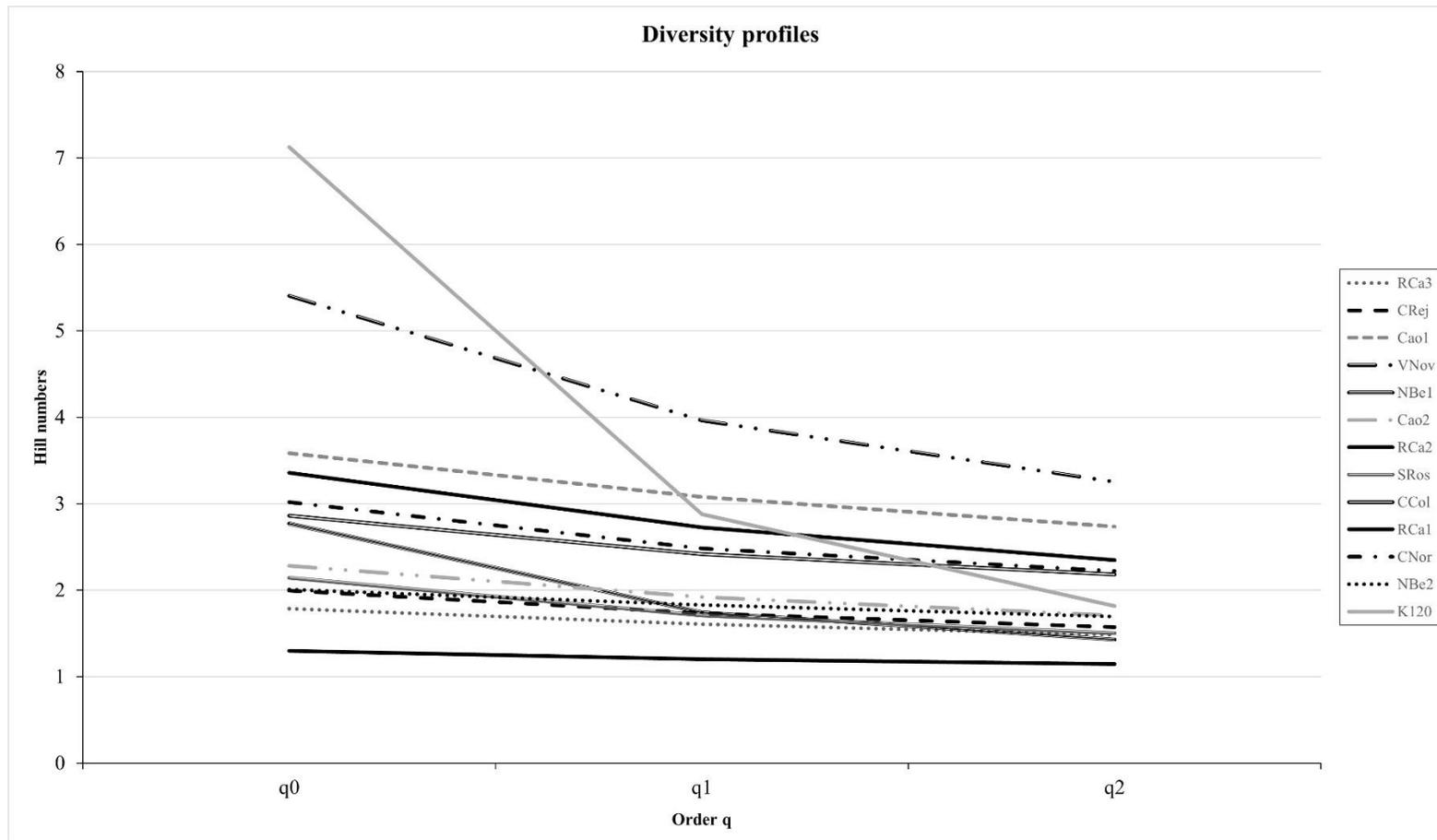


**Apéndice 7.** Análisis del RLQ y las cuatro esquinas para evaluar la respuesta de los atributos funcionales ante los predictores ambientales



**Predictores del hábitat:** Ejes de la composición “VegComp1 y 2”, estructura “VegStruct1 y 2” y composición del sotobosque “UnderstComp1 y 2”. **Predictores del paisaje:** Ejes de la composición “LandComp1 y 2”, Configuración “LandConfig1 y 2” y configuración de los parches de Sfo “PatchForestConfig1 y 2”. Los nombres de los atributos funcionales se muestran en inglés. El color rojo indica una relación positiva y el azul una relación negativa con el eje correspondiente de la relación.

**Apéndice 8.** Cálculos de diversidad verdadera mediante los números de Hill de las especies de pequeños mamíferos presentes a lo largo del gradiente de estudio



**Abreviaturas de los sitios:** Reserva de Calakmul 1, 2 y 3 (RCa1, RCa2, RCa3); Nuevo becal 1 y 2 (NBe1 y NBe2); Caobas 1 y 2 (Cao1 y Cao2); Crescencio Rejón (CRej); Santa Rosa (SRos); Cristóbal Colón (CCol); Centauro del Norte (CNor), Kilómetro 120 (K120) y Veinte de Noviembre (VNov).

